



**Naturalis**

Repositorio Institucional  
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata  
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



# Ecomorfología de los marsupiales paleógenos de América del Sur

**Zimicz, Ana Natalia**

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Goin, Francisco Javier

Facultad de Ciencias Naturales y Museo  
2012

Acceso en:  
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20120618001251>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons  
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



**Naturalis**

Repositorio Institucional  
FCNyM - UNLP

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA



FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES  
Y MUSEO DE LA PLATA

DEPARTAMENTO CIENTIFICO  
PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS

---

PASEO DEL BOSQUE, 1900 LA PLATA, ARGENTINA

# **Ecomorfología de los marsupiales paleógenos de América del Sur**

Trabajo de Tesis para optar por el título de Doctor en Ciencias Naturales

Tesista. Lic. Ana Natalia Zimicz

Director. Dr. Francisco Javier Goin

Marzo de 2012

*A Mariano, mi amor y compañero,  
a mi hija Gaia, la luz de mi vida,  
a la educación pública y gratuita*

## **AGRADECIMIENTOS**

Deseo agradecer en primer lugar y muy especialmente al Dr. Francisco Goin quien dirigió esta tesis y me guió en el aprendizaje de todos los aspectos relacionados con la biología y la morfología de los metaterios vivos y fósiles. Debo agradecerle su constante aliento para explorar nuevas ideas, su voluntad siempre de invitarme a participar en sus trabajos y por la confianza que depositó en mi persona desde los inicios del doctorado. Además de su acompañamiento académico, Pancho fue la persona que me incentivó a continuar con mi formación académica en momentos críticos y difíciles de mi vida, quien se preocupó por mi bienestar espiritual, quien se ocupó de pensar para mí diversos proyectos de tesis y sobre todo, quien comprendió y me acompañó en mi decisión de ser madre durante el doctorado y facilitó las condiciones de trabajo durante la maternidad. Para él infinitas gracias.

A mi hermano Iván Zimicz que me brindó su apoyo en el cuidado de mi hija, su compañía y aliento durante los meses finales de escritura de esta tesis. A mi hermana Carolina Zimicz, por su ayuda en la búsqueda de bibliografía, la traducción del resumen y el formato de esta tesis, por los trámites en la universidad y por su compañía constante. A mi hermana Genoveva Zimicz por su ayuda en la comprensión de los trabajos relacionados con la ingeniería de materiales y mecánica de fracturas. A mis padres y mi hermano Ceferino.

A mi compañera de laboratorio Marcela Tomeo quien colaboró innumerables veces en el diseño, construcción y mejoramiento de las imágenes que forman parte de esta tesis. A mi compañero de trabajo Martín de Los Reyes por su colaboración en la comprensión de los metaterios neógenos y por el aporte de materiales. A Laura Zampatti, por su colaboración logística durante mi etapa de lactancia.

A Laura Chornogubsky por haberme facilitado material bibliográfico, fotográfico y el acceso a las colecciones de polidolópodos y calcos provenientes de museos internacionales. A Analía Forasiepi, por haberme facilitado material bibliográfico y por haber despejado muchas dudas acerca de los esparasodontes. A Alejandra Abello por su gran aporte al conocimiento de los paucituberculados. A Gabriel Martín por su trabajo con marsupiales actuales y por haberme facilitado bibliografía de gran valor para el desarrollo de esta tesis.

A los responsables de las colecciones de mastozoología Itatí Olivares del MLP y David Flores del MACN, a los responsables de las colecciones de Paleontología de Vertebrados Alejandro Kramarz del MACN y Marcelo Reguero del MLP, a Stella Álvarez y Valentina Segura del MACN. A Juanjo y Leo del taller de preparación del MLP.

A Javier Gelfo, Guillermo López, Leo Soibelzon, Cecilia Morgan, Carolina Vieytes, Alicia Álvarez y todo el personal de Paleontología Vertebrados y Mastozoología del MLP.



A los doctores Sergio Marensi y Ricardo Palma por su docencia en temas geológicos y estratigráficos, por el aporte bibliográfico y por la facilitación de los trámites académicos en la Universidad de Buenos Aires.

A Gabriela Castillo Elías y Victoria García Muro por los días de estudio en las cursadas conjuntas.

Deseo agradecer muy especialmente al Dr. Edgardo Ortiz Jaureguizar quien me dirigió en mi tesina de grado y me brindó las herramientas fundamentales para el trabajo en paleoecología. A María Teresa Dozo quien me inició en la paleontología durante las etapas finales de mi carrera de grado.

A mis amigas del alma en igual orden de importancia Lidia Mansur, Luciana Pozzi, Belén Buñes y Silvana Sánchez por estar siempre alegrando mi vida, sosteniendo mi espíritu en los momentos difíciles y compartiendo los más bellos días de mi vida.

Finalmente quiero agradecer al Estado Argentino que financió toda mi formación académica desde el jardín de infantes hasta el doctorado universitario, lo cual equivale a 23 años de inversión en mi persona.

Esta tesis fue financiada por becas doctorales internas del CONICET y por los proyectos PIP 5621 y PIP 0361 a cargo del Dr. Francisco J. Goin.

## RESUMEN

Se analizó la dieta de las especies de mamíferos Metatheria del Paleógeno de América del Sur. La inferencia dietaria se llevó a cabo mediante el estudio de la morfología y morfometría de la dentición molar, del análisis del macrodesgaste molar y de la estimación del tamaño corporal en función de medidas dentarias. Se calcularon las masas corporales para 197 especies de metaterios, los que constituyen el 97% de las especies paleógenas hasta ahora conocidas. Se analizó la diversidad de especies a lo largo del Paleógeno tanto desde el punto de vista taxonómico como trófico; en este último caso, mediante la elaboración de índices tróficos para cada edad o fauna. Estos dos aspectos de la diversidad se analizaron en función del tiempo y de las dos principales variables ambientales: paleoprecipitaciones (precipitación media anual o PMA) y paleotemperaturas (temperatura media anual o TMA). El tamaño corporal fue estudiado para los representantes de cada orden en función de las temperaturas a fin de identificar ajustes a la Regla de Bergman.

El biocrón de los “Ameridelphia” se extiende desde la Edad-mamífero Tiupampense hasta la Tinguiriquense registrándose el acmé de los linajes más diversos durante las edades Itaboraiense y “sapoense”. Los distintos linajes de ameridelfios se diversificaron en todos los nichos de tamaños: muy pequeños (<10g), pequeños (<100g), medianos, (100g-1000g) y grandes (>1000g). Los tipos tróficos ocupados por este agregado de linajes fueron los típicos de ambientes cerrados y tropicales a subtropicales: insectívoros estrictos, insectívoro-frugívoros, frugívoros estrictos y mesocarnívoros. La masa corporal media para el total del agrupamiento no arrojó relación de dependencia con el tiempo, como tampoco con las temperaturas medias anuales estimadas para el Paleógeno.

El biocrón de los Sparassodonta se extiende desde la Edad-mamífero Tiupampense (si se incluye a *Allkoquirus*) hasta el Neógeno (Edad-mamífero Chapadmalalense). Durante el Paleógeno la mayor riqueza de especies del orden tuvo lugar durante la Edad-mamífero Deseadense. Este grupo de metaterios ocupó el gremio de los carnívoros mayormente hipercarnívoros aunque también se registraron especies mesocarnívoras. Los Sparassodonta ocuparon durante el Paleógeno los tres nichos de tamaño estipulados para la carnivoría: pequeños (<2 kg), medianos (2-10 kg) y grandes (>10 kg). Algunas especies alcanzaron tamaños notablemente elevados para el rango de los Metatheria superando los 90 kg de masa corporal (i.e. *Proborhyaena gigantea*) ligeramente inferior al de los grandes tilacoleónidos australianos. La masa corporal media para el conjunto del orden no arrojó relación de dependencia con las TMA ni con el tiempo. Sin embargo se observó un incremento de los rangos de tamaños determinado fundamentalmente por la diversificación de los grandes tipos hipercarnívoros de la edad Deseadense.

El biocrón de los Paucituberculata se extiende desde la edad Itaboraiense hasta la actualidad. Durante el Paleógeno su diversidad es baja teniendo su máxima expresión durante la SALMA

Mustersense (4 especies). Los nichos tróficos ocupados por los Paucituberculata fueron la insectivoría, la frugivoría y la combinación de ambas categorías. La masa corporal media muestra una tendencia de incremento en función del tiempo y una relación negativa con las TMA.

El biocrón de los Microbiotheria se extiende desde la edad Tiupampense hasta la actualidad. La diversidad de especies durante el Paleógeno se mantuvo baja y estable alcanzando un máximo en el “sapoense” cuando se registran cinco especies. Los nichos tróficos ocupados por este orden fueron los de los insectívoros, los frugívoros y combinaciones de ambas categorías. La masa corporal media para el conjunto del orden muestra una relación positiva con las TMA y no muestra una relación de dependencia importante con el tiempo. Las medianas de masa corporal se mantienen relativamente constantes a lo largo del tiempo y sólo es significativo el incremento en el rango de tamaños alcanzados durante el “sapoense” cuando se registra el microbioterio más grande conocido *Woodburnodon casei* que alcanzó el kilogramo de masa corporal.

El biocrón de los Polydolopimorphia se extiende desde comienzos del Paleógeno (fauna de Grenier) hasta el Plioceno tardío (edad Marplatense). El suborden Polydoloformes tiene su último registro en la fauna de La Cantera y los únicos Polydolopimorphia presentes durante el Neógeno son Bonaparteriiformes.

Los Polydolopiformes fueron muy diversos durante gran parte del Paleógeno constituyendo uno de los grupos taxonómicos dominantes en las asociaciones paatagónicas. Su máxima diversidad ocurre durante el intervalo “sapoense”-barranquense. Los Polydolopiformes fueron esencialmente frugívoros aunque los géneros de mayor tamaño se diversificaron hacia la folivoría/frugivoría. Los Polydolopiformes ocuparon los tamaños pequeños (10-100g), medianos (100-1000g) y grandes (>1000g). La masa corporal media de los mismos experimentó un incremento clinal en función del tiempo y también se registró una relación negativa notable con las TMA.

Los Bonaparteriiformes tienen su biocrón desde la Edad-mamífero Peligrense hasta la Marplatense. El registro Paleógeno del suborden tiene dos picos equivalentes de riqueza de especies (7 especies) el primero en la edad-mamífero Itaboraiense y el segundo en la Edad-mamífero Tinguiririquense. A nivel de subfamilia, los Bonaparteriioidea son dominantes durante el Paleógeno y su riqueza disminuye conjuntamente con el incremento en la riqueza taxonómica de los Argyrolagoidea que serán los únicos Bonaparteriiformes presentes durante el Neógeno. Los Bonaparteriiformes ocuparon durante el Paleógeno los nichos de la frugivoría, la granivoría, la folivoría y combinaciones de estas categorías. También la insectivoría ocurrió en algunas especies de manera estricta o complementaria a las categorías antes mencionadas. Los rangos de tamaño ocupados fueron los muy pequeños (<10g), los pequeños (10-100g), los medianos (100-1000g) y los grandes (>1000g). La masa corporal media de los

Bonapartheriiformes se relaciona negativamente con el tiempo y positivamente con las TMA estimadas para el Paleógeno.

Los resultados aquí obtenidos confirman estudios previos que indican que durante el Eoceno temprano (Edad-mamífero Itaboraiense y faunas de Paso del Sapo) tuvo lugar el mayor evento de radiación en la historia evolutiva de los metaterios en América del Sur. En este lapso alcanzaron su mayor diversificación los representantes de todos los órdenes propios del Paleógeno: se diversificaron notablemente variados linajes de “Ameridelphia” (grupo no natural de Metatheria basales no marsupiales) y, dentro de los Polydolopimorphia, los Polydolopiformes y los Bonapartheriiformes Bonapartherioidea. El nicho trófico dominante durante este lapso correspondió al de la frugivoría en sus diversas combinaciones. Hacia el Eoceno medio-tardío (subedad Barranquense de la Edad-mamífero Casamayorensis) comenzó un evento de recambio funcional y taxonómico en distintos niveles jerárquicos, evento que habría de completarse hacia el límite Eoceno-Oligoceno. En este lapso se verifica, por ejemplo, una declinación de los “Ameridelphia”, metaterios en los cuales las dietas insectívoras fueron dominantes. Entre los Polydolopimorphia se produjo una declinación de los tipos adaptativos frugívoros, al tiempo que se diversificaron los frugívoro/folívoros de tamaño grande (Polydolopiformes) y los granívoros (Bonapartheriiformes). Los carnívoros Sparassodonta incrementaron la diversidad de especies y ocuparon preferentemente los nichos hipercarnívoros de tamaño grande. El límite Eoceno-Oligoceno constituyó un evento de extinción y recambio en el que se verifica la desaparición de los “Ameridelphia”, por un lado, y de los Polydolopiformes y los Bonapartheriiformes Bonapartherioidea (Polydolopimorphia) por el otro. La riqueza específica de los metaterios sudamericanos disminuyó abruptamente; los linajes registrados con posterioridad a este evento corresponden a los que más tarde experimentarían su radiación adaptativa en el Neógeno. Los grupos que subsistieron al límite antes mencionado son los Sparassodonta, los Paucituberculata, los Microbiotheria y, entre los Polydolopimorphia, los Bonapartheriiformes Argyrolagoidea. Los tipos tróficos dominantes durante esta etapa fueron los carnívoros y los granívoros. Durante el lapso Eoceno Medio-Oligoceno tardío se registraron, además, incrementos clinales en la masa corporal de los Polydolopiformes y los Paucituberculata y se produjo la ampliación en el espectro de tamaño de los Sparassodonta.

Los eventos mencionados están claramente asociados con las variaciones climáticas ocurridas en América del Sur durante el Paleógeno. La radiación adaptativa del Eoceno temprano está asociada con los máximos térmicos del Paleoceno más tardío (*Latest Paleocene Thermal Maximum*, LPTM) – Eoceno temprano (*Early Eocene Climatic Optimum*, EECO), caracterizados por temperaturas medias continentales superiores a 19°C y temperaturas mínimas superiores a 10°C. El evento de recambio del Eoceno tardío está asociado a una abrupta caída de las precipitaciones medias anuales en Patagonia por debajo de los 100 cm, con temperaturas medias de alrededor de 18°C. El evento de extinción y recambio del Eoceno-Oligoceno está

asociado a la abrupta caída de las temperaturas medias como consecuencia del primer evento de glaciación permanente en Antártica y la completa apertura del Pasaje de Drake. La diversidad de metaterios en función del tiempo es un reflejo de las temperaturas ambientales y se ha observado un patrón cronológico muy similar al que actualmente ocurre a nivel latitudinal. Para una temperatura media anual determinada, el número de especies en las asociaciones paleógenas es muy cercano al de las asociaciones vivientes. Se han identificado a las TMA como el principal factor regulador de la diversidad taxonómica de los Metatheria durante el Paleógeno, mientras que las PMA han sido identificadas como un factor complementario regulador de la diversidad relativa de los distintos tipos tróficos.

## ABSTRACT

The diet of metatherian mammal species from Paleogene of South América was analyzed. The dietary inference was conducted by the analysis of molar morphology and morphometry, molar macrowear and estimation of body size from dental measurements. Body masses were calculated for 197 species of metatherians, wich constitute 97% of the paleogene species known to date. We analyzed the diversity of species along the Paleogene from both, taxonomic and trophic point of view; in the latter case, through the development of trophic indexes for each age or fauna. These two aspects of diversity were evaluated in terms of time and the two main paleoclimatic variables: paleoprecipitations (average annual rainfall or PMA) and paleotemperatures (average annual temperatura or MAT). Body size was studied for each order as a function of temperature for identifies potential adjustments to the Bergman's Rule.

The biochron of "Ameridelphia" extends between the mammal ages Tiupampian to Tinguirirican; the acme of the most diverse lineages occurs during the ages Itaboraian and "sapoan". "Ameridelphians" different lineages diversified into every niche of sizes: very small (<10g); small (<100g); medium(100g-1000g) and large (> 1000g). Trophic types occupied by "ameridelphians" were typical for closer and tropical to subtropical environments: strict insectivores; strict frugivores; insectivores-frugivores and mesocarnivores. The mean body mass for the entire group showed no relation with time or with MAT estimated for the Paleogene.

The biochron of Sparassodonta extends from the Tiupampian mammal age (if *Allkoquirus* is included) until the Neogene (Chapadmalalan). During the Paleogene the greatest richness of species of the order took place during the Deseadan mammal age. This group of metaterians occupied the guild of carnivorous, mainly hypercarnivorous, although mesocarnivorous species were recorded. During the Paleogene, Sparassodonta species occupy the three niches of size stipulated for carnivory: small (<2 kg), medium (2-10 kg) and large (> 10 kg). Some species reached remarkably high sizes for the Metatheria range, exceeding 90 kg of body mass (i.e. *Proborhyaena gigantea*) slightly lower than that of the great Australian tyacoleonids. The mean body mass for the entire order showed no relation with

the MAT or time. However, there was an increase in size ranges determined primarily by the diversification of the major types of hypercarnivorans during the Deseadan age.

The biochron of Paucituberculata extends from Itaboraian age until now. During the Paleogene diversity is low, having the biggest expression during the Mustersan SALMA (4 species). The trophic niches occupied by the Paucituberculata were insectivorous, frugivorous and a combination of both categories. Mean body mass shows a trend to increase through time and a negative relationship with temperatures.

The biochron of Microbiotheria extends from Tiupampian age to the present. Species diversity in the Paleogene remained low and stable with a peak in the "sapoan" (5 species). The trophic niches occupied by this order were the insectivorous, frugivorous and a combination of both categories. The mean body mass for the entire order shows a positive relationship with MAT and does not show a significant dependency with time. The median body mass remained relatively constant over time and the increase in the range of sizes is only significant during the "sapoan" when occurs the largest known Microbiotheria, *Woodburnodon casei*, who reached the kilogram of body mass.

The biochron of Polydolopimorphia extends from the early Paleogene (Grenier fauna) to late Pliocene (Marplatan). The suborder Polydolopiphorms has its last record on La Cantera local fauna and Bonapartheriiphorms are the only members of the order Polydolopimorphia.

The Polydolopiphorms were very diverse for much of the Paleogene, be one of the dominant taxa in patagonian associations. Their greatest diversity occurs during the interval "sapoan"-Barrancan. The Polydolopiphorms were essentially frugivorous though larger genera diversified into the folivorous-frugivorous niche. Polydolopiphorms occupied the small (10-100g), medium (100-1000g) and large (> 1000g) sizes. Mean body mass experienced a cline increase through time and there was also a significant negative relationship with MAT.

The Bonapartheriiphorms have their biochron from Peligran to Marplatan mammal ages. The Paleogene record of the suborder has two equivalent peaks of species richness (7 species); the first in the Itaboraian and the second one in the Tinguirirican mammal ages. At superfamily level, the Bonapartheriioidea are dominant during the Paleogene and its richness decrease jointly with the increase in taxonomic richness of Argyrolagoidea (the uniques Bonapartheriiphorms present during the Neogene). Paleogene Bonapartheriiphorms occupied the frugivorous, granivorous, folivorous niches and diverse combinations of these categories. Strict insectivory has also occurred as well as complementary insectivory. The size ranges were: very small (<10g); small (10-100g); medium (100-1000g) and large (>1000g). The average body mass of Bonapartheriiphorms is negatively related with time and positively related with MAT.

The results obtained here confirm previous studies that indicate that during the early Eocene (Itaboraian and "sapoan") occurs the major event of radiation in metaterian evolutionary history

in South America. During this period representatives of all orders typical of Paleogene reached their greatest diversity: varied lineages of "Ameridelphia" (unnatural group of basal Metatheria no marsupials) greatly diversified and, within Polydolopimorphia, the Polydolopiphorms and the Bonapartheriiphorms Bonapartherioidea. The frugivorous is the dominant trophic niche during this period. Towards the middle-late Eocene (Barrancan sub age, Casamayoran mammal age) took place an event of functional and taxonomic turnover at different hierarchical levels, an event that should be completed by the Eocene-Oligocene boundary. At this time is checked, for example, a decline of the "Ameridelphia" in which, the insect diet were dominant. Among the Polydolopimorphia the frugivorous adaptive types decline and are replaced by the larger sized frugivorous/folivorous types (Polydolopiphorms) and smaller sized granivorous (Bonapartheriiphorms). Sparassodonta carnivores showed an increase in the diversity of species and occupied the niches of hypercarnivorous oversized. Eocene-Oligocene boundary has constituted an extinction event and turnover in which it verifies the disappearance of the "Ameridelphia", on the one hand, and the Polydolopiphorms and Bonapartherioidea Bonapartheriiphorms on the other. The richness of the southamerican metaterians decline sharply; the lineages recorded after this event, correspond to that later would experience an adaptive radiation in the Neogene. The groups that survive into the Deseadan age are Sparassodonta, Paucituberculata, Microbiotheria and, among the Polydolopimorphia, the Argyrolagoidea Bonapartheriiphorms. Dominant trophic types at this stage were carnivorous and granivorous. During the period comprised between Middle Eocene and Late Oligocene were also recorded clinal increases in body mass of Polydolopiformes and Paucituberculata and, an expansion in the spectrum of sizes of Sparassodonta.

The above events are clearly associated with climatic variations occurred in South America during the Paleogene. The adaptive radiation of early Eocene is associated with the maximum thermals event of Late Paleocene (Latest Paleocene Thermal Maximum, LPTM) - Early Eocene (Early Eocene Climatic Optimum, EECO), characterized by continental average temperatures above 19 °C and minimum temperatures around 10 ° C. The turnover event of late Eocene is associated with a sharp drop in annual rainfall in Patagonia below 100 cm, with average temperatures around 18 ° C. The extinction and turnover event of the Eocene-Oligocene boundary is associated with the sharp drop in average temperatures due to the first event of permanent ice sheets in Antarctica and the complete opening of the Drake Passage. The diversity of metaterians through time reflects the environmental temperatures and has been shown a chronological pattern very similar to that currently occurs at a latitudinal level. For a given average temperature, number of species in the Paleogene associations is very close to that of living associations. The MAT has identified as the main factor regulating the taxonomic diversity of Metatheria during the Paleogene in South America, while PMA have been identified as a complementary factor regulating the relative diversity of the different trophic levels.

## ÍNDICE

<b>PARTE I. INTRODUCCIÓN Y CONTEXTOS</b>	<b>4</b>
<b>CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN</b>	<b>4</b>
<b>CAPÍTULO 2- MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>10</b>
MATERIALES ESTUDIADOS	10
MÉTODOS: INTRODUCCIÓN	10
LA MORFOLOGÍA DE LA CORONA	10
MORFOMETRÍA	12
EL MACRODESGASTE MOLAR	15
MASA CORPORAL	17
ASIGNACIÓN DE CATEGORÍAS TRÓFICAS EN ESPECIES EXTINTAS	20
ÍNDICES TRÓFICOS	21
DIVERSIDAD	21
<b>CAPÍTULO 3. MORFOLOGÍA MOLAR DE LOS METATHERIA</b>	<b>23</b>
EL MOLAR TRIBOSFÉNICO	23
MORFOTIPOS MOLARES	26
<b>CAPÍTULO 4- CONTEXTO FILOGENÉTICO Y PALEOBIOGEOGRÁFICO</b>	<b>34</b>
CONCEPTOS DE METATHERIA, MARSUPIALIA Y AUSTRALIDELPHIA	34
FILOGENIA DE LOS METATHERIA	36
<b>CAPÍTULO 5- CONTEXTOS GEOLÓGICO, PALEOGEOGRÁFICO Y PALEOAMBIENTAL</b>	<b>44</b>
GEOLOGÍA DE AMÉRICA DEL SUR DURANTE EL PALEÓGENO	44
EVENTOS TÉRMICOS DEL PALEÓGENO	48
LAS PALEOPRECIPITACIONES Y TEMPERATURAS CONTINENTALES DURANTE EL PALEÓGENO	51
EVOLUCIÓN PALEOFLORESTAL DURANTE EL PALEÓGENO	51
CONTEXTO PALEOBIOGEOGRÁFICO	53
EVOLUCIÓN AMBIENTAL DE LAS CUENCAS SEDIMENTARIAS SUDAMERICANAS	55
PORTADORAS DE METATERIOS	55
<b>CAPÍTULO 6. CONTEXTO BIOCRONOLOGICO Y BIOESTRATIGRÁFICO</b>	<b>62</b>
LAS EDADES-MAMÍFERO Y EL ESQUEMA CRONOLÓGICO DEL PALEÓGENO SUDAMERICANO	62
<b>PARTE II: MARCO CONCEPTUAL</b>	<b>73</b>
<b>CAPÍTULO 7- BIOLOGÍA DE LOS METATHERIA</b>	<b>73</b>
RASGOS CARACTERÍSTICOS DE LOS MARSUPIALES VIVIENTES	73
TAMAÑO CORPORAL	74
TEMPERATURAS CORPORALES Y TASAS METABÓLICAS	76
AMBIENTACIÓN Y ESTRATEGIAS METABÓLICAS	76
TASAS METABÓLICAS Y DIETAS	80
REPRODUCCIÓN Y LACTANCIA	80
<b>CAPÍTULO 8- NUTRICIÓN EN MARSUPIALES</b>	<b>82</b>
EL NICHOS TRÓFICO Y LA DEFINICIÓN DE CATEGORÍAS ALIMENTARIAS	82
CLASIFICACIÓN DE LOS ALIMENTOS	83
DEFINICIÓN DE CATEGORÍAS ALIMENTARIAS	86
ESTRATEGIAS DE FORRAJE	89
<b>CAPÍTULO 9- ECOMORFOLOGÍA Y ECOLOGÍA EVOLUTIVA</b>	<b>91</b>
ECOMORFOLOGÍA	91
MORFOLOGÍA FUNCIONAL	93
ADAPTACIÓN	94
NICHOS ECOLÓGICO	96
LA NATURALEZA DE LA COMUNIDAD Y LAS COMUNIDADES FÓSILES	98
CAMBIOS EN LAS COMUNIDADES A TRAVÉS DEL TIEMPO	99
EVOLUCIÓN DEL TAMAÑO CORPORAL EN EL CONTEXTO ECOLÓGICO	102



<b>CAPÍTULO 10 – MASTICACIÓN, PROPIEDADES MECÁNICAS DE LOS ALIMENTOS Y ESTIMACIÓN DE DIETA EN MAMÍFEROS FÓSILES</b>	<b>105</b>
INGESTIÓN, MASTICACIÓN Y DEGLUCIÓN	105
EL CICLO MASTICATORIO EN LOS MAMÍFEROS	106
TEORÍA DE FRACTURAS	109
PROPIEDADES FÍSICAS DE LOS ALIMENTOS	113
LA INTERACCIÓN ENTRE EL DIENTE Y LA PARTÍCULA DE ALIMENTO	115
ESTIMACIÓN DE DIETA EN MAMÍFEROS EXTINTOS	119
<b>PARTE III. RESULTADOS</b>	<b>122</b>
<b>CAPÍTULO 11. ANÁLISIS ECOMORFOLÓGICO EN ESPECIES VIVIENTES</b>	<b>122</b>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS	122
ANÁLISIS DEL MACRODESGASTE	131
MASA CORPORAL	135
<b>CAPÍTULO 12- ECOMORFOLOGÍA DE LOS METATHERIA PALEÓGENOS DE AMÉRICA DEL SUR</b>	<b>138</b>
“AMERIDELPHIA”	138
CAROLOAMEGHINIIDAE	138
DERORHYNCHIDAE	144
HERPETOTHERIIDAE	152
JASKHADELPHYIDAE	153
PERADECTIDAE	155
PROTODIDELPHIDAE	163
PUCADELPHYIDAE	170
STERNBERGIIDAE	174
FAMILIA INDETERMINADA	178
SPARASSODONTA	180
TAXONES <i>INCERTAE SEDIS</i>	181
TAXONES BASALES	184
HATLHIACYNIDAE	186
PROBORHYAENIDAE	188
BORHYAENOIDEA BASALES	194
PAUCITUBERCULATA	198
TAXONES BASALES	199
PICHIPILLIDAE	203
TAXONES BASALES PALAEOTHENTIDAE +ABDERITIDAE	204
PALAEOTHENTIDAE	211
ABDERITIDAE	212
MICROBIOTHERIA	214
MICROBIOTHERIIDAE	215
WOODBURNODONTIDAE	225
POLYDOLOPIMORPHIA	228
TAXONES BASALES	228
GLASBIIDAE	229
BONAPARTHERIIFORMES	237
BONAPARTHERIOIDEA	237
PREPIDOLOPIDAE	238
ROSENDOLOPIDAE	246
BONAPARTHERIIDAE	252
GASHTERNIIDAE	260
BONAPARTHERIIFORMES ARGYROLAGOIDEA	264
GROEBERIDAE	278
ARGYROLAGIDAE	280
POLYDOLOPIFORMES	284
TAXONES BASALES	285
POLYDOLOPIDAE	288
<b>CAPÍTULO 13- TAMAÑO CORPORAL</b>	<b>321</b>
RANGOS DE TAMAÑO EN FUNCIÓN DEL TIEMPO	321
EVOLUCIÓN DEL TAMAÑO POR AGRUPAMIENTO TAXONÓMICO.	322
EVOLUCIÓN DEL TAMAÑO CORPORAL EN FUNCIÓN DE LAS TEMPERATURAS MEDIAS ANUALES	325

EVOLUCIÓN DEL TAMAÑO CORPORAL EN LOS METATHERIA	328
EVOLUCIÓN DEL TAMAÑO CORPORAL EN FUNCIÓN DEL TIEMPO.	328
TAMAÑO CORPORAL Y VARIABLES CLIMÁTICAS	329
<b>CAPÍTULO 14- COMPOSICIÓN TRÓFICA DE LAS ASOCIACIONES DE METATHERIA A LO LARGO DEL PALEÓGENO</b>	<b>331</b>
EDAD TIUPAMPENSE	331
EDAD ITABORAIENSE	332
EDAD RIOCHIQUENSE	334
FAUNA DE PASO DEL SAPO	335
SUBEDAD VAQUENSE	337
SUBEDAD BARRANQUENSE	338
EDAD MUSTERSENSE	340
EDAD TINGUIRIRIQUENSE	341
FAUNA DE LA CANTERA	343
EDAD DESEADENSE	344
<b>CAPÍTULO 15. LOS METATHERIA Y EL CLIMA DEL PALEOGENO SUDAMERICANO</b>	<b>346</b>
VARIABLES CLIMÁTICAS A LO LARGO DEL PALEÓGENO	346
<b>CAPÍTULO 16. DIVERSIDAD DE ESPECIES</b>	<b>354</b>
MEDIDAS DE DIVERSIDAD	354
PATRONES GENERALES	354
RIQUEZA TOTAL EN FUNCIÓN DE LAS VARIABLES AMBIENTALES	355
RIQUEZA DE ESPECIES POR EDAD MAMÍFERO A NIVEL DE ÓRDENES Y SUBÓRDENES	357
RIQUEZA ESPECÍFICA INTRAORDINAL	357
PATRONES GEOGRÁFICOS EN LA DIVERSIDAD TAXONÓMICA DE LOS METATHERIA DURANTE EL PALEÓGENO	362
EVENTOS MACROEVOLUTIVOS	365
<b>PARTE IV: DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES</b>	<b>369</b>
<b>CAPÍTULO 17. DISCUSIÓN</b>	<b>369</b>
ECOMORFOLOGÍA: POTENCIALIDADES Y LIMITACIONES DE LA TÉCNICA	369
LAS FAUNAS DE METATERIOS EN EL CONTEXTO PALEOGEOGRÁFICO Y PALEOAMBIENTAL DEL PALEÓGENO SUDAMERICANO	371
LOS METATHERIA Y LAS VARIABLES AMBIENTALES	383
DIVERSIDAD TOTAL	383
DIVERSIDAD TAXONÓMICA Y TRÓFICA	385
TAMAÑO CORPORAL	388
ÍNDICES TRÓFICOS	390
LAS TMA Y LAS PMA COMO FACTORES REGULADORES DE LA HISTORIA DE VIDA	391
LOS METATHERIA COMO INDICADORES PALEOAMBIENTALES	392
<b>CAPÍTULO 18. CONCLUSIONES</b>	<b>399</b>
<b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	<b>402</b>
<b>ANEXO</b>	<b>414</b>

## PARTE I. INTRODUCCIÓN Y CONTEXTOS

### CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN

El conocimiento de los hábitos alimentarios de los mamíferos extintos es uno de los tópicos más importantes de la Paleobiología aplicada a este grupo de vertebrados. La dieta de un animal caracteriza gran parte de su nicho ecológico y condiciona las zonas adaptativas que el mismo puede explotar (Van Valen, 1970). Tradicionalmente, las estrategias alimentarias de los taxones extintos han sido estimadas a partir del análisis de sus elementos dentarios. Esto obedece, en parte, a razones prácticas: el registro paleontológico de los mamíferos está compuesto mayoritariamente por estos elementos. Por otra parte, sin embargo, la morfología del aparato masticatorio (particularmente la de los molares) refleja las propiedades físicas del alimento que procesa (Sanson, 1996; Lucas, 1994).

La estimación de la dieta por estos métodos ha sido parcialmente criticada a causa de que la dentición cumple la función de llevar a cabo exclusivamente la adquisición y el procesamiento mecánico del alimento, en el extremo proximal (la cavidad oral) del tracto gastro-intestinal de los mamíferos. Esto es, constituye un aspecto parcial de un fenómeno mucho más integral llevado a cabo por el conjunto del sistema digestivo (Eisenberg, 1978; Chivers y Langer, 1994). Dicho fenómeno involucra acciones adicionales realizadas sobre el alimento, como el transporte, formación del bolo, secreción de lubricantes, digestión química auto- y aloenzimática, almacenamiento temporal, mezclado, fermentación, absorción, etc. (véase Chivers et al., 1994: p. 418, tabla 24.1). En algunos mamíferos, incluso, las adaptaciones en las partes blandas de este sistema compensan aquellas del aparato masticatorio (Sanson, 1996), de tal manera que, en esos casos, los dientes no reflejan la dieta de estas especies. Sin embargo, y a pesar de algunos ejemplos conspicuos en sentido contrario, las inferencias dietarias a partir de la morfología molar han demostrado ajustarse bien a la dieta real, observada en el campo, de los mamíferos vivientes (véase, e. g., Walker et al., 1978; Janis, 1984, 1988; Solounias et al., 1988).

En décadas recientes, una fuerte interacción entre la anatomía funcional y la ingeniería de materiales ha permitido dar un salto cualitativo en la comprensión de los sistemas masticatorios y ha abierto nuevas vías de exploración sobre las propiedades funcionales emergentes en los sistemas morfológicos. En el caso de la dentición de los mamíferos, Crompton y Hiiemae (1969, 1970) llevaron a cabo estudios biomecánicos sobre la masticación en *Didelphis virginiana*, trabajos que sentaron las bases para muchos estudios morfológicos y funcionales posteriores. Estos autores describieron el proceso cíclico de la masticación y lo relacionaron con las facetas de desgaste generadas en la superficie del esmalte de los molares, estableciendo así las bases funcionales para las técnicas de análisis de facetas de desgaste (e.g. Butler, 1952; 1980; 1985; Kay, 1977). Más tarde, el desarrollo de la microscopía electrónica (en particular, la microscopía electrónica de barrido, o MEB) proporcionó la plataforma tecnológica que propició una serie de estudios con diferentes aproximaciones a la morfología funcional de los sistemas masticatorios. Ejemplos de ello son el estudio del microdesgaste dentario (Walker et al., 1978; Hunter y Fortelius, 1994; Solounias y Semperebon, 2002), el análisis del mesodesgaste (Fortelius y

Solounias, 2000; Kaiser y Solounias, 2003; Kaiser y Croitor, 2004), el cálculo de los cocientes de corte (Strait, 1993), el análisis del grosor del esmalte (Kay, 1981, Martin, 1985; Schwartz, 2000), el análisis de las facetas oclusales de desgaste (Kay, 1977; Rensberger, 1978; Lucas, 1979; Dewar, 2003) y el análisis morfofuncional del sistema cráneo dentario, entre otros (Van Cakenberghe et al. 2002; Nogueira et al. 2005).

Sin embargo, el estudio de la morfología molar por sí misma no tendría relevancia ecológica si no se consideraran las propiedades físicas y mecánicas de las partículas de alimento. Es precisamente, la interacción de la morfología molar con el alimento la que determina los patrones de desgaste y, en última instancia, la eficiencia del proceso masticatorio para una morfología determinada. Muchos autores han investigado extensamente este tópico, destacándose los de Lucas (1994), Lucas y Luke (1984), Hiiemae (2000); Lucas y Peters (2000), Lucas et al. (2000, 2002), Spears y Crompton (1995), Strait y Vincent (1998), Williams et al. (2005), etc. El estudio de las propiedades mecánicas de los alimentos permite, por un lado, evaluar la “eficiencia” (*fitness*) del proceso masticatorio; por el otro elucidar categorías tróficas específicas, como por ejemplo la caracterización de ítems alimentarios determinados en función del procesamiento masticatorio (Lucas, 1994).

Se denomina Ecomorfología o Morfología Ecológica al estudio de las relaciones entre las estructuras biológicas y su función ecológica o desempeño en el medio ambiente. Según Wainwright y Reilly (1994), la Morfología Ecológica es el estudio de las relaciones entre la morfología de un organismo y su ambiente. Los análisis ecomorfológicos involucran el conocimiento de la morfología en todas sus acepciones: descriptiva, funcional y evolutiva. La integración del estudio morfológico con información ecológica relevante (tamaño corporal, patrones de actividad, locomoción, etc.) permite caracterizar el papel (*rol*) que la especie cumple en el medio ambiente. La extensión de las técnicas ecomorfológicas al estudio de las especies extintas proporciona herramientas clave para la comprensión de sus historias de vida, así como también de los ambientes, en el pasado geológico.

Una de las herramientas imprescindibles para las interpretaciones paleodietarias es la analogía con especies vivientes, o “equivalentes ecológicos” de las formas extintas. Aunque en la definición de Simpson (1944) equivalentes ecológicos son aquellos taxones que ocupan una misma “zona adaptativa”, la restricción de esta última a una única variable como la dieta es una reducción drástica cuando no se tienen elementos adicionales para analizar el conjunto de las adaptaciones de un organismo. Los ecólogos utilizan una serie de parámetros básicos a la hora de caracterizar las distintas especies. En el caso de los mamíferos, estas incluyen no sólo la dieta sino también las diversas modalidades de ocupación del sustrato, el tipo de locomoción, los patrones de actividad (diurna, nocturna, crepuscular), parámetros poblacionales básicos (e.g., densidad en relación con otras especies), modalidades reproductivas, etc. La mayor parte de estos parámetros no son inferibles a partir de la morfología dentaria o de los procesos masticatorios deducidos de ésta. Una limitación adicional es que la contracción de la zona adaptativa a las adaptaciones tróficas exclusivamente está muy influenciada por la subjetividad en la delimitación de las categorías nutricionales. Por ejemplo, Hume (1999) define como carnívoro a aquel animal que se alimenta principalmente de proteína animal, incluyendo a vertebrados,

invertebrados e insectos. Una especie omnívora es, para este autor, aquella que se alimenta de materia vegetal, animal y fúngica. Sin embargo, otros autores consideran que la omnivoría debe estar limitada al consumo de frutos, hojas, vertebrados e insectos, es decir que debe involucrar de manera equilibrada tanto proteína animal como vegetal (véase Chivers y Langer, 1994). En este contexto, queda claro que no existe demasiado consenso en la delimitación precisa de las categorías tróficas. La dieta de un mamífero es una variable muy importante de su nicho ecológico y está sujeta a las presiones del ambiente que vienen expresadas fundamentalmente por las variaciones en la disponibilidad del recurso (*e.g.* estacionales, geográficas). Esto incrementa la amplitud del nicho trófico real (ver Hume, 1999) y dificulta la asignación a una categoría trófica específica. Sin embargo, a excepción de las especies verdaderamente omnívoras, la mayoría de las especies tiene presas predilectas independientemente de las variaciones antes mencionadas. Esta predilección está fundamentalmente basada en la relación costo-beneficio. La presa ideal (entendiendo aquí por “presa” cualquier ítem alimentario) será aquella que requiera menor inversión energética en su captura y procesamiento y que le reditúe al depredador la máxima energía posible (Charnov, 1974). En este sentido, cada tipo morfológico tendrá asociado un tipo de presa que resulte energéticamente óptimo. En términos más generales, la capacidad de un organismo para llevar a cabo las tareas diarias está enraizada en el diseño mecánico, fisiológico y bioquímico de los sistemas que componen su estructura corporal (Wainwright, 2007). El diseño de los aparatos masticatorios determina entonces la capacidad del animal de procesar eficientemente el alimento, es decir su habilidad para explotar el recurso nutritivo (Wainwright, 1994; 2007).

Los Metatheria sudamericanos están actualmente representados por tres órdenes: Didelphimorphia, Microbiotheria y Paucituberculata. El primero comprende alrededor de cien especies con un amplio rango de estrategias alimentarias que incluyen insectívoros, carnívoros, frugívoros y omnívoros. Los dos órdenes restantes (los Paucituberculata con media docena de especies y los Microbiotheria con una única especie viviente) están mayormente restringidos a la insectivoría/frugivoría y, en algunos casos, a la predación sobre pequeños vertebrados. En líneas generales, los marsupiales sudamericanos ocupan un amplio rango de tamaños [muy pequeños (<10g); pequeños (10-100g); medianos (100g-1000g) y grandes (>1000g)] y son mayormente nocturnos a crepusculares y arborícolas o escansoriales.

En la actualidad, los metaterios representan menos del 10 % de la fauna total de mamíferos no voladores de América del Sur (Goin et al., en prensa). Sin embargo, en el pasado esta proporción fue notablemente distinta, llegando a constituir más del 50 % de la fauna total de mamíferos del continente. Particularmente durante el Paleógeno, los metaterios ocuparon una amplia variedad de nichos tróficos y su riqueza taxonómica fue muy superior a la actual. Se registran cinco órdenes de Metatheria desde la Edad-mamífero Tiupampense hasta la Deseadense. Los “Ameridelphia” (agrupamiento no natural; sobre la utilización y contenidos de este término, véase más adelante) ocuparon mayormente los nichos insectívoros y los frugívoros de tamaños pequeños, medianos y grandes. Los Paucituberculata se diversificaron en las zonas adaptativas de los insectívoros y frugívoros de tamaños pequeños, medianos y grandes. Los Sparassodonta se diversificaron en la zona adaptativa de los carnívoros pequeños,

medianos y grandes. Los Microbiotheria desarrollaron tamaños comúnmente pequeños (a excepción de una especie) y fueron predominantemente insectívoros y frugívoros. Los Polydolopimorphia fueron el orden con mayor diversidad taxonómica y de tipos adaptativos. Los Polydolopiformes se expandieron en los nichos de los insectívoros, frugívoros y probablemente folívoros y sus masas corporales fueron de rango pequeño a grande. Los Bonaparteriiformes, fueron sin dudas el suborden más diverso en términos taxonómicos y ecológicos. Ellos ocuparon los tamaños pequeños, medianos y grandes y se diversificaron en los nichos insectívoros, granívoros, folívoros y frugívoros.

Con respecto a las adaptaciones del aparato locomotor, es escasa la información debido a la propia escasez de restos postcraneales. Algunos “Ameridelphia” tiupampenses han preservado esqueletos completos (*Pucadelphys*, *Andinodelphys* y *Mayulestes*); los estudios adaptativos indican hábitos terrestres para los dos primeros y escansoriales para el último (Muizón, 1991; Argot, 2001; 2003). El grupo para el cual se cuenta con mayor cantidad de especímenes completos, o al menos con partes significativas del esqueleto (aunque no todos son paleógenos) es el orden Sparassodonta. Probablemente el tamaño corporal de las especies de este orden sea el determinante de la preservación de su aparato locomotor en el registro fósil. Varias modalidades de locomoción se han propuesto para este orden. Las más generalizadas involucran a taxones mayormente terrestres con alguna capacidad de trepar (e.g., *Cladoscits* y *Sipalocyon*; Argot, 2004). Algunos taxones como *Prothylacinus* y *Callistoe* combinaron una elevada capacidad de manipulación con hábitos terrestres incipientemente cursoriales (Argot y Babot, 2011). Finalmente, los esparasodontes más especializados (eg. *Borhyaena*) se adaptaron a la persecución y captura de la presa y desarrollaron hábitos cursoriales o semicursoriales (Argot, 2003; 2004). En el caso de los Polydolopimorphia, se conocen muy pocos restos postcraneales. *Epidolops* ha sido estudiado e interpretado por Szalay (1994) como de hábitos terrestres, en función de las facetas articulares del tarso. Abello y Candela (2010) llevaron a cabo un análisis morfológico y funcional de dos Paucituberculata del género *Palaeothentes* (*P. lemoinei* y *P. minutus*) y concluyen que ambas especies debieron haber sido ágiles corredoras y saltadoras, de modo similar a las especies de *Caenolestes*, un paucituberculado viviente.

Los marsupiales poseen un metabolismo energético muy peculiar que ha llevado a varios autores a sugerir que los mismos son competitivamente inferiores a los placentarios (ver McNab, 1986a y b; 2005; 2008). Adicionalmente, las características particulares de la reproducción, su corto período de gestación intrauterina y su prolongada lactancia los hacen particularmente vulnerables a las variaciones en las condiciones ambientales. Sin embargo, a pesar de estas aparentes desventajas, el desplazamiento competitivo por parte de placentarios no parece ser la regla en la evolución de las comunidades de metaterios sudamericanos (véase como ejemplo Prevosti et al. 2011; Zimicz, 2004). Por el contrario, las bruscas variaciones climáticas y ambientales que tuvieron lugar durante el Paleógeno se presentan como los factores más importantes que modelaron la historia evolutiva de los metaterios en América del Sur.

Los metaterios arribaron a América del Sur desde de América Norte, probablemente durante el Cretácico tardío (Case et al. 2005). Para ese momento, las condiciones climáticas globales eran las de un “Mundo Invernadero” o “Greenhouse” (Zachos et al. 2001), cálido y húmedo con un predominio de

bosques megatermales (Barreda y Palazzesi, 2007). Durante la transición Eoceno-Oligoceno, las condiciones ambientales cambiaron drásticamente debido a una abrupta caída de las temperaturas ambientales y de las precipitaciones que modificaron los ambientes de América del Sur. En la parte austral de este continente, los bosques megatermales disminuyeron progresivamente dando lugar a una flora de características mixtas (Romero, 1978; 1986), propia de climas más fríos. Los metaterios acompañaron estas variaciones climáticas y ambientales con importantes fluctuaciones en su diversidad y tipos adaptativos. Durante el Mundo Invernadero, en particular durante la fase conocida como Optimo Climático del Eoceno temprano (*Early Eocene Climatic Optimum*, o EECO), se registra la mayor riqueza de especies de todo el Cenozoico. Tanto en la Patagonia como en el sudeste de Brasil, la Edad-mamífero Itaboraense es contemporánea con esta fase; es precisamente en niveles referibles a esta edad en los que se reconocen las asociaciones de metaterios más diversas hasta ahora conocidas. Aquella exhumada en el Yacimiento Las Flores (Chubut) incluye 36 especies de metaterios representativos de los cinco órdenes del Paleógeno. Hacia el límite Eoceno-Oligoceno, los metaterios responden a la caída de las temperaturas mediante una brusca disminución en la diversidad y un recambio faunístico sorprendente. Goin et al. (2010) denominaron este evento como Bisagra Patagónica, equiparándola con otros eventos globales sincrónicos (e.g., “*Grande Coupure*” en Europa, “*Terminal Eocene Event*” en América del Norte, o “*Mongolian Remodelling*” en Asia central).

Birney y Monjou (2003) examinaron la distribución latitudinal de las comunidades actuales de marsupiales sudamericanos y su relación con los parámetros climáticos. Según estos autores, las temperaturas mínimas extremas, las temperaturas medias anuales y las precipitaciones medias anuales son los factores climáticos que determinan la distribución geográfica de los marsupiales en América del Sur. El efecto de la temperatura es particularmente importante debido al elevado costo que la termorregulación significa para los marsupiales (McNab 2005, Bozinovic et al. 2005) y, por extensión, a todos los Metatheria. Las precipitaciones determinan directamente la disponibilidad de agua en el medio, y esto condiciona el éxito de la lactancia, ya que se ha documentado un ajuste muy delicado entre las distintas etapas de la lactancia en marsupiales y las fluctuaciones en las precipitaciones en ambientes estacionales (Green 1999, Krockenberger, 2006).

Lo anteriormente expuesto implica que los metaterios, tanto en la actualidad como en el pasado geológico, muestran una clara dependencia de los factores ambientales. Esta dependencia ha determinado a lo largo del tiempo evolutivo que los metaterios, al menos en América del Sur, se vieran condicionados en mayor medida por las variaciones climáticas y ambientales que por las interacciones biológicas. Goin et al. (2010) hipotetizaron que, en un contexto macroevolutivo, los recambios faunísticos de metaterios durante el Paleógeno responden en primera instancia a un modelo de “Court Jester” (Barnosky, 2001) más que a uno de tipo “*Red Queen*” (Van Valen, 1971).

En este trabajo se utilizan técnicas ecomorfológicas para determinar la dieta de las especies de Metatheria del Paleógeno sudamericano. La metodología consiste en el análisis de la morfología molar, las facetas de oclusión y el tamaño corporal. Mediante la integración de estas tres fuentes de información se pretende caracterizar la ecología trófica de los metaterios paleógenos, partiendo de la

base de que la misma es uno de los parámetros más importantes que determinan las potenciales zonas adaptativas de un animal. En sentido amplio, se pretende caracterizar el rol en el medio ambiente que las especies de los distintos linajes desempeñaron durante el Paleógeno en América del Sur.

### Hipótesis

Las hipótesis de trabajo que se contrastan en el presente trabajo de tesis son las siguientes:

- 1- Los marsupiales paleógenos de América del Sur ocuparon las siguientes categorías dietarias: carnívoros, omnívoros, insectívoro-frugívoros, insectívoros estrictos, frugívoros estrictos, folívoros y granívoros.
- 2- Los marsupiales paleógenos de América del Sur son indicadores ambientales confiables.

### Objetivos específicos

- 1- Caracterizar la dieta de los marsupiales del Paleógeno sudamericano mediante el uso de nuevas técnicas ecomorfológicas.
- 2- Contrastar la información obtenida con los datos ambientales disponibles para el Paleógeno de América del Sur, en particular de su extremo austral.



## CAPÍTULO 2- MATERIALES Y MÉTODOS

### MATERIALES ESTUDIADOS

Los materiales estudiados se detallan en el Anexo (Tabla 6) junto con los acrónimos institucionales. Las medidas de la serie molar se detallan en la Tabla 2. Abreviaturas en el texto y en el Anexo pp.452.

### MÉTODOS: INTRODUCCIÓN

Se aplicó una técnica ecomorfológica basada en tres fuentes de evidencias que aportan información esencial sobre la dieta de una animal: la morfología coronaria, el macrodesgaste molar y la masa corporal.

La morfología de la corona fue estudiada a nivel cualitativo (descriptivo) y a nivel cuantitativo (morfométrico). En este último caso se aplicaron técnicas distintas según se tratara de especies carnívoras especializadas o de especies con otros hábitos tróficos. Esto se debe a que los carnívoros presentan modificaciones extremas en la morfología de la corona molar, lo que requiere la aplicación de una serie de índices morfométricos particulares para inferir sus dietas específicas.

El macrodesgaste molar fue estudiado a nivel cualitativo y cuantitativo. En el primer caso, la información acerca de la posición topográfica de las facetas de desgaste es orientativa sobre los vectores del movimiento masticatorio (Butler, 1972; 1980; 1985). En el segundo caso, la cuantificación de las áreas de desgaste correspondientes a la Fase I y II del ciclo masticatorio (Crompton y Hiiemae, 1970) son informativas acerca del tipo de alimento procesado por una determinada batería molar (Dewar, 2003).

La masa corporal es el parámetro biológico de mayor relevancia (Damuth y MacFadden, 1990) ya que está en relación directa con una gran variedad de parámetros fisiológicos (e.g., tasas metabólicas), ecológicos (e.g., dieta, locomoción) y de historia de vida (e.g., tamaño de la camada, tamaño de la cría al nacer). La estimación de la masa corporal en mamíferos extintos se ha llevado a cabo tradicionalmente a partir de las medidas lineales de los molares (véase Fortelius, 1990), los que constituyen los elementos más comúnmente preservados en el registro fósil. Para este análisis se utilizaron medidas lineales (longitudes) y compuestas (áreas) de la dentición molar para estimar la masa corporal de las especies de metaterios del Paleógeno. A partir de esta información se contrastaron las hipótesis dietarias elaboradas en función de la morfología y el desgaste.

### LA MORFOLOGÍA DE LA CORONA

La morfología dentaria puede verse como una respuesta adaptativa a las propiedades físicas de los alimentos (Sanson, 1996). La dentición en general, y la batería molar en particular, son las encargadas de llevar a cabo la preparación mecánica del alimento. La reducción en el tamaño de las partículas alimentarias constituye el objetivo principal de la masticación (Lumsden y Osborn, 1977). Esta tarea debe ser llevada a cabo con el menor esfuerzo posible, de modo que se requiere un compromiso entre la

fuerza aplicada y el daño producido sobre el esmalte dentario (véase Lucas, 1982). Es así que, en líneas generales, una morfología molar debe estar preparada para maximizar la capacidad de fractura del alimento por ciclo masticatorio minimizando el desgaste molar y esto depende de las propiedades físicas de la partícula que se intenta fracturar. Existen dos vías mecánicas de fractura del alimento: el corte y la molienda; ambas tienen características físicas específicas y correlatos morfológicos en la dentición.

#### Descripción cualitativa

Los siguientes rasgos morfológicos de los molares se utilizan como descriptores con correlato funcional de la dentición de las especies extintas:

*Altura de la corona.* La altura de la corona está relacionada con el grado de desgaste impuesto por el alimento. El ejemplo clásico de las coronas altas en los dientes postcaninos de los herbívoros pastadores está ampliamente discutido en la literatura (véase por ejemplo Janis, 1988; Janis y Fortelius, 1988; Janis, 2008), si bien no es el único caso de alargamiento de la corona en estos u otros elementos de la dentición (al respecto, véase Koenigswald, 2011). Los alimentos como las gramíneas, que resultan abrasivos para el esmalte dentario, requieren de algún tipo de especialización para ser procesados. La hipsodoncia es una de las respuestas adaptativas más difundidas entre los mamíferos pastadores y es un prerequisite para procesar este tipo de vegetales (Janis, 2008). Aquellas baterías molares que muestren coronas bajas serán hábiles para procesar alimentos con menor grado de abrasividad (véase el Capítulo 12). En función de este carácter los dientes se clasifican como braquiodontes (cortos) o hipsodontes (altos). Cuando se trata de dientes de crecimiento continuo (con raíces abiertas) se clasifican como hipselodontes. En algunos casos, las coronas de los dientes postcaninos muestran algunas de sus caras (típicamente, las labiales en los dientes inferiores, y las linguales en los superiores) mucho más altas que las caras del lado opuesto; en estos casos se habla de hipsodoncia unilateral.

*Longitud de las crestas.* Esta característica está relacionada directamente con la función de corte de los dientes. Aquellas baterías molares especializadas en cortar alimentos presentan crestas alargadas y, en los casos de especialización extrema (e.g., los dientes carniceros de muchos carnívoros), la totalidad de la corona está transformada en una hoja cortante. Los alimentos como el tejido animal, algunos insectos, frutas y hojas requieren de un énfasis en el desarrollo de crestas. Las crestas serán clasificadas como cortas y largas de manera relativa. En el caso de los dientes superiores, la mayor función de corte se da a lo largo de la postmetacrística entonces la longitud de esta se evalúa en comparación con la de la preparacrística.

*Agudeza de las cúspides.* Esta característica está relacionada directamente con la presión ejercida sobre la partícula de alimento al momento de iniciar la fractura. Las cúspides se consideran agudas o globosas en función de su aspecto general. Las cúspides muy agudas generan presiones elevadas sobre el alimento debido a que presentan un área mínima de contacto entre el diente y la partícula. Por el contrario las cúspides romas o globosas generan presiones leves o moderadas, como consecuencia de la mayor área de contacto entre el diente y la partícula.

*Amplitud y Profundidad de las cuencas.* Esta característica está relacionada con la capacidad de molienda de los molares. Los molares con cuencas amplias y poco profundas permiten efectuar la molienda del alimento debido al incremento en la superficie de contacto. En general, casi todos los alimentos requieren en alguna medida de la molienda, pero aquellos con estructuras poco resistentes y débiles, como los frutos jugosos y las larvas, requieren un énfasis en esta característica. Las cuencas se clasifican, por un lado, como amplias o comprimidas; por el otro, como superficiales o profundas.

*Desarrollo de muescas.* Las muescas tienen el aspecto de pequeñas incisiones en las crestas tanto de los molares que enfatizan el corte como de aquellos más especializados en la molienda. Funcionan como una traba para el alimento atrapado entre los dientes superiores e inferiores y alcanzan un desarrollo máximo en los carnívoros que muestran muescas profundas y angulosas. En tal sentido las muescas se clasifican como profundas o superficiales y como suaves o angulosas.

*Aspecto general del diente.* Esta característica se refiere al grado de robustez del diente. Aquellos molares preparados para fracturar alimentos con altas resistencias como semillas y frutos o insectos duros tienen aspecto robusto, en comparación con aquellos preparados para procesar alimentos menos resistentes como insectos blandos por ejemplo. El aspecto general del diente se clasifica como robusto o grácil.

## MORFOMETRÍA

Un conjunto de medidas lineales permite elaborar los índices que se describen más abajo. Tales medidas son tomadas con calibre digital y/o sobre fotografías digitales a escala. En el caso de las medidas angulares, las mismas son tomadas sobre las fotografías digitales a escala.

Cada una de las variables morfométricas (o índices) son medidas y/o calculadas inicialmente en un conjunto de especies de mamíferos vivientes con dieta conocida. Sobre este conjunto se lleva a cabo posteriormente un análisis estadístico descriptivo para determinar los criterios cuantitativos que permitan establecer la dieta más probable de las especies extintas. En tal sentido, se establecen los valores medios de cada variable en relación a las distintas categorías tróficas.

Con respecto a la categoría de los “carnívoros”, se consideran por separado aquellas especies cuya dieta es generalista pero que muestran una preferencia por las presas de vertebrados (e.g. *Lutreolina*) y aquellas que pertenecen a taxones especializados en el consumo de vertebrados (e.g. *Puma*). En tal sentido, los primeros se denominan “faunívoros” mientras que el término “carnívoro” se reserva para los segundos. En este contexto, los carnívoros especializados son estudiados mediante un

conjunto de índices particulares desarrollados por varios autores (Werdelin, 1987; Van Valkenburgh, 1988; 1991; Palmqvist et al. 2011).

#### Índices morfométricos: especies no-carnívoras

*Relieve entre el trigónido y el talónido (R TRI/TAL)*. Es una medida de la diferencia de altura existente entre la cúspide más alta del trigónido y la más alta del talónido. En general los molares adaptados a la función de corte presentan relieves elevados con respecto a los molares adaptados principalmente a la molienda. A modo de ejemplo, un molar carnívoro presenta relieves notablemente elevados respecto de uno frugívoro, en el cual las cúspides tanto del trigónido como del talónido están casi a la misma altura. El índice R TRI/TAL se calcula preferentemente sobre los m2.

*Longitud relativa de las crestas (LC/LT)*: se calcula como la razón entre la suma de todas las crestas del m2 y la longitud total del diente. La longitud de cada cresta se calcula considerando la cresta como la hipotenusa de un triángulo rectángulo en vista oclusal. Los catetos de dicho triángulo son las longitudes de la cresta en términos de la abcisa y la ordenada. La longitud real de la cresta en vista oclusal se calcula aplicando el Teorema de Pitágoras.

*Compresión areal del talónido (A TAL/TRI)*: Es la razón entre el área del talónido y el área del trigónido. Cada área se obtiene multiplicando el largo por el ancho de cada estructura. Este índice se calcula preferencialmente en los m2.

*Compresión longitudinal del talónido (L TAL/TRI)*: es la razón entre la longitud anteroposterior del talónido y la longitud anteroposterior del trigónido. Se calcula preferencialmente para los m2.

*Inclinación de la pared distal del trigónido (PWA; Post vallid wall angle sensu Dewar, 2003)*: en una vista lateral de los molares inferiores, es el ángulo formado por la recta tangente a la pared distal del trigónido y el eje horizontal. Este parámetro varía entre cero y 90 °. Los valores muy bajos son característicos de especies frugívoras y los muy altos de carnívoras o insectívoras (Dewar, 2003). Se calcula preferencialmente para el m2.

*Longitud relativa de la postmetacrista (LPM/LPP)*: es la razón entre la longitud de la postmetacrista y la longitud de la preparacrista. Esta razón tomará valores iguales a 1 cuando ambas crestas tengan longitudes equivalentes. Superiores a 1 cuando la postmetacrista supere en longitud a la preparacrista y menores a 1 en la situación opuesta. Es una medida de la especialización para la función de corte en los molares superiores. Se calcula preferencialmente para los M2.

Índices morfométricos: especies carnívoras

*Forma del premolar inferior más grande (PS, acrónimo de “premolar shape”; véase Van Valkenburgh, 1991).* Es el cociente entre el ancho y el largo máximos del premolar inferior más grande.

*Tamaño relativo del premolar inferior más grande (RPS; “relative premolar size”; Van Valkenburgh, 1991).* Es el cociente entre el ancho máximo del premolar inferior más largo y la raíz cúbica de la masa corporal estimada.

*Area relativa de molienda (RGA; “relative grinding area”; Van Valkenburgh, 1991).* Es la raíz cuadrada del área del talónido (calculada como largo por ancho) dividida por la longitud anteroposterior del trigónido. Este índice es utilizado para delimitar las diferencias dietarias dentro del gremio de los carnívoros (Van Valkenburgh, 1991). Se calcula preferencialmente sobre el m4 que es, en los metaterios, el equivalente al diente carnasial de los carnívoros placentarios (Werdelin, 1987). En los casos en que no se cuenta con tal pieza dentaria se utilizan otros loci molares, teniendo en cuenta las modificaciones en el área del talónido que se producen desde el m1 hasta el m4. En aquellos casos en que se carece de dentición inferior y se cuenta con molares superiores, el RGA se estima en función de las distancias entre los M2-3. La longitud del trigónido se considera equivalente a la distancia entre el metacono del M2 y el paracono del M3. La longitud del talónido se considera equivalente a la distancia entre los protoconos de los M2-3 menos la longitud estimada del trigónido. El ancho del talónido es tomado como la distancia entre el punto medio de la centrocrista y el ápice del protocono. De manera tal que las medidas estimadas tienen la forma:

Longitud del trigónido= distancia metacono-paracono

Longitud del talónido= (distancia protocono-protocono) - longitud del trigónido

Ancho del talónido= distancia centrocrista-ápice del protocono.

*Forma del talónido.* Esta característica se refiere a la presencia de adaptaciones para la carnivoría en el talónido. Los talónidos que presentan una sola cúspide central y sectorial son característicos de las especies hipercarnívoras (Van Valkenburgh, 1991). Por el contrario, aquellos que presentan talónidos acuñados con dos cúspides simétricas y equivalentes en tamaño son característicos de las especies más omnívoras. Aquellos casos intermedios en los que el talónido no está totalmente transformado en cuenca y en los que hay dos cúspides pero el hipocónido es bucal y mayor al entocónido, son considerados propios de las especies mesocarnívoras.

*Profundidad del dentario debajo del molar carnicero (PD).* En las especies de Sparassodonta en las cuales se ha preservado el dentario se tomó la altura del mismo debajo del contacto m3-m4. Se utiliza este diente ya que es el análogo, en los Metatheria, al m1 carnasial de los Carnivora (Werdelin, 1987). Los valores logarítmicos de esta variable, relativizados a la masa corporal, fueron comparados con los

publicados para carnívoros actuales con dieta conocida (en los Carnívora la medida se toma a la altura del contacto p4-m1).

## EL MACRODESGASTE MOLAR

El análisis del macrodesgaste molar tiene una notable importancia ya que informa, por un lado, acerca del modo oclusión molar; por el otro, acerca del tipo de alimento procesado. Durante la oclusión se producen dos tipos de interacciones: una entre el diente y el alimento (abrasión) y otra entre los dientes superiores con los inferiores (atrición). Estos dos tipos de contactos dan origen a facetas de desgaste que se evidencian sobre el esmalte dentario. Una serie de aspectos relativos a la masticación en los mamíferos son tratados en profundidad más adelante; aquí se sintetizan los aspectos más notables que tienen relevancia en el contexto metodológico.

Crompton y Hiiemae (1970) describieron el ciclo masticatorio de *Didelphis virginiana* en un trabajo pionero sobre la morfología funcional del aparato masticatorio en mamíferos. En ese trabajo los autores describen el ciclo masticatorio de un mamífero generalizado como compuesto por dos etapas (véanse también Hiiemae y Crompton 1985, Hiiemae 2000). En una etapa inicial se produce un contacto entre los ápices de las cúspides, en lo que los autores denominaron *etapa de "puncture-crushing"*; la misma se evidencia como facetas lacunares en el esmalte apical de las cúspides de los molares. La segunda etapa, la *etapa rítmica de la masticación*, está constituida por dos fases (I y II). La fase I es aquella en la que intervienen las mayores fuerzas de corte y que culmina con la oclusión céntrica. Esta fase implica el desarrollo de facetas de desgaste que se desarrollan a lo largo de las crestas labiales y linguales, como resultado de la actividad de corte llevada a cabo en dichas crestas. En la Fase II se produce la mayor actividad de molienda sobre las cuencas molares. Esta fase está caracterizada por el contacto de las cúspides con las cuencas, durante el cual tiene lugar la mayor actividad de compresión de todo el ciclo masticatorio. El desarrollo relativo de cada fase del ciclo masticatorio tiene su correlato con la dieta del animal, debido fundamentalmente a la separación de las actividades de corte y molienda.

El sistema de facetas que se forman en la etapa rítmica del ciclo masticatorio fue descrito originalmente por Butler (1952, 1973, 1980). Otros autores han elaborado esquemas similares (Mills, 1964; Crompton y Hiiemae, 1970; Kay, 1977, entre otros). En este trabajo se siguió la nomenclatura de Butler (1952; véase la Tabla 2.1).

FACETA	POSICIÓN TOPOGRÁFICA	FASE MASTICATORIA
1	metacono distal/protocónido mesial	Fase I Bucal
2	paracono mesial/protocónido distal	Fase I Bucal
3	protocono mesial/metacónido distal	Fase I Lingual
4	*hypocono mesial/metacónido mesial	Fase I Lingual
5	*hypocono bucal/protocónido lingual	Fase II
6	paracono distal/hypocónido mesial	Fase I Bucal
7	metacono mesial/hypocónido distal	Fase I Bucal
8	*hypocono distal/entocónido distal	Fase I Lingual
9	protocono distal/entocónido mesial	Fase I Lingual
10	protocono bucal/hypocónido lingual	Fase II

*Tabla 2.1. Facetas de desgaste, su ubicación en el diente y fase del ciclo masticatorio donde se desarrollan (el asterisco indica que la misma faceta ocurre, en los Metatheria, en el metacónulo expandido).*

Siguiendo a Butler (1952, 1971, 1985), se estudió la posición topográfica de las distintas facetas de desgaste y se elaboraron esquemas de oclusión para los grandes grupos de metaterios del Paleógeno. Tales esquemas se plantearon a nivel ordinal y, en algunos casos, la variabilidad intra-ordinal justificó la elaboración de esquemas particulares para taxones de jerarquía infra-ordinal.

Siguiendo a Dewar (2003), en este trabajo se midieron las proporciones relativas del desgaste correspondientes a las fases I y II, como así también la proporción de desgaste apical en relación a la superficie total de desgaste. Las áreas de cada una de las facetas se midieron utilizando el software de distribución libre “ImageJ” (<http://rsbweb.nih.gov/ij/>) que permite el procesamiento de imágenes de diversos tipos. Se tomaron imágenes en vista oclusal de cada ejemplar analizado, previa manipulación e identificación de las facetas bajo lupa binocular. En algunos casos, las características de color y brillo en el esmalte de los dientes dificultaron la toma de fotografías digitales; en estos casos las áreas se midieron sobre dibujos realizados con cámara clara. El mismo procedimiento se realizó cada vez que se no se tuvo acceso a una lupa binocular con cámara digital incorporada. Se analizaron exclusivamente aquellos especímenes con un estadio moderado de desgaste, tal que permitiera la identificación de cada una de las facetas de desgaste del esquema de Butler (1952).

Sobre un conjunto de especies de mamíferos vivientes con dieta conocida se tomaron las medidas areales de cada faceta sobre los M1-4/m1-4 y se promediaron posteriormente para obtener un valor de cada una de las facetas del esquema de Butler (1952). Sobre estos valores promedio se calcularon las variables (índices) de desgaste que fueron utilizadas en la comparación con las especies extintas. Estas variables fueron analizadas con técnicas estadísticas descriptivas para determinar los valores medios que caracterizan a cada categoría trófica y que fueron utilizados en el establecimiento de la dieta probable de las especies fósiles.

Los índices de desgaste calculados son:

- a) Área de desgaste apical en relación al desgaste total (DA/ATF)

- b) Área proporcional de desgaste correspondiente a las fases bucales y linguales (B/L). Se calcula como la razón entre el porcentaje de facetas bucales (%B) y el porcentaje de facetas linguales (%L).
- c) Área proporcional de desgaste correspondiente a las Fases I y II (F1/F2). Se calcula como la razón entre el porcentaje de facetas correspondientes a la Fase I (%F1) y el porcentaje de facetas correspondientes a la Fase II (% F2).

Para testear las diferencias en el desgaste molar de la serie superior e inferior se llevó a cabo una comparación de medias (*t de student*) para los índices B/L y F1/F2 en dos especies de metaterios vivientes (*Didelphis albiventris* y *Lutreolina crassicaudata*). Se consideró como hipótesis nula que la media aritmética de cada una de las variables es igual en la serie superior y en la inferior.

El análisis del macrodesgaste fue realizado para especies representativas de cada uno de los géneros extintos aquí estudiados, tabulándose los valores de las variables de desgaste para cada una de las mismas.

### Estrías del esmalte

En algunos casos particulares se identificaron estrías direccionales en el esmalte de las crestas de los molares superiores. Se midió el ángulo formado por tales estrías y el eje sagital, a fin de determinar la dirección principal del movimiento masticatorio (Greaves, 1973; Olivares et al. 2004). En los casos en que sólo se contó con elementos dentarios aislados, el eje sagital se extrapoló mediante la superposición de dichos elementos sobre el material bien preservado de géneros afines. Siguiendo a Olivares et al. (2004) se consideraron *masticadores propalinales* a aquellos cuyas estrías direccionales forman ángulos menores o iguales a 30°. En los casos en que los ángulos fueron superiores a 30° se los consideró *masticadores oblicuos*.

### MASA CORPORAL

La masa corporal de un organismo puede ser considerada como una medida de su talla, la que está en relación de escala con sus dimensiones lineales. La relación estructural entre el tamaño corporal y una medida lineal cualquiera se analiza mediante el uso de ecuaciones alométricas de la forma:

$$Y = a X^b$$

En esta ecuación, los dos términos numéricos importantes son el coeficiente de proporcionalidad **a** (el intercepto con la unidad) y el exponente **b** (pendiente). La misma relación puede expresarse en escala logarítmica, resultando en una ecuación lineal de la forma:

$$\ln Y = a + b \cdot \ln X$$

Esta ecuación es la expresión de un *Modelo I de Regresión Lineal por Mínimos Cuadrados* (Sokal y Rohlf, 1995) cuyo requerimiento principal es que la variable (Y) sea aleatoria y la otra (X) sea fija o bajo el control del investigador, esto es, que pueda ser medida sin ningún tipo de error. En general, este requisito de no-error en las mediciones es imposible de cumplir ya que la mayoría de las variables



independientes utilizadas son medidas con algún tipo de error. De modo que el uso del Modelo I en los estudios alométricos implica el incumplimiento de su supuesto fundamental. En tal sentido es necesario lograr minimizar el error en la medición de la variable independiente como así también de la dependiente. En el caso de las medidas lineales (variable independiente) de un molar de mamífero, por convención se toman las longitudes y amplitudes máximas de cada elemento dentario y de esa manera se minimiza el error relacionado al punto de medición. En el caso de la masa corporal, se deben considerar todos los factores que afectan dicha variable y estandarizarlos para eliminar fuentes de variación adicionales al pesaje de los individuos (e.g. acotar las clases etarias y estado reproductivo en el caso de las hembras). Smith y Jungers (1999) tratan específicamente las fuentes de error asociadas a la medición de las variables.

#### Construcción del modelo y bondad del ajuste

En una regresión lineal, la recta que atraviesa la nube de puntos de las observaciones indica para cada valor de la variable independiente un valor de la variable dependiente que interesa estimar. Sin embargo, ese valor difiere en cierta medida de las observaciones reales. Para cada observación real se puede cuantificar la distancia a la recta en el sentido de la variable dependiente. Esta distancia se conoce como desviación y la suma de las desviaciones al cuadrado se conoce como *suma de cuadrados residual* o no explicada por la recta. La recta de regresión se ajusta a la nube de puntos de manera tal que esta suma de cuadrados sea mínima. Cuanto menor sea el valor de la suma de cuadrados residual, mejor es el ajuste del modelo a los datos reales. Una manera de poner a prueba el ajuste de la regresión es calcular un análisis de la varianza y observar el cociente entre la suma de cuadrados de la regresión y la total. Ese cociente es conocido como *Coefficiente de Determinación* ( $R^2$ ) y toma valores de 0 a 1. Cuanto más cercano a 1 ese valor mejor es el ajuste del modelo (Sokal y Rohlf, 1995: 470). Adicionalmente a  $R^2$  se deben calcular los límites de confianza y los límites de predicción que permiten construir la banda de confianza de la regresión. Esta banda se abre hacia ambos lados de la media de X y, en los puntos de inflexión de la misma, la regresión pierde poder explicativo.

Debido a que  $r$  y  $R^2$  no son buenos indicadores del poder explicativo del modelo (Smith, 1981) es necesario calcular parámetros adicionales que permitan comparar las diversas ecuaciones y así elegir la mejor de ellas. Los siguientes parámetros miden la variación residual de cada modelo y se calculan de la siguiente manera:

Error de predicción porcentual (%PE)

$$\%PE = [(valor\ observado - valor\ predicho) / valor\ predicho] * 100$$

Este parámetro mide esencialmente cuánto difiere el valor estimado del valor real de la variable dependiente (masa corporal). El promedio aritmético de los valores absolutos de %PE para cada

regresión es el índice que mide la efectividad en la predicción y se utiliza para comparar distintas regresiones (Van Valkenburgh, 1990).

Error estándar porcentual de la estimación (%SEE)

$$\%SEE = [\text{antilogaritmo}(2 + \text{error estándar})] - 100$$

Este parámetro refleja la habilidad general de la variable independiente para predecir la variable dependiente (Van Valkenburgh, 1990).

Adicionalmente se deben realizar una serie de cálculos estadísticos para minimizar las desviaciones en las estimaciones debidas la transformación y retransformación de los datos. Smith (1993) advierte sobre el efecto de retransformación de los resultados en ecuaciones predictivas y evalúa una serie de factores de corrección para eliminar la desviación producida por el cambio de escala. De los tres factores de corrección propuestos por este autor, aquí se utilizó uno de ellos: el “smearing estimate” (SE). Este factor es un término no paramétrico que involucra el cálculo de una ecuación de predicción con los datos logaritmizados, la determinación de los residuos logarítmicos para cada punto y la transformación de cada residuo en unidades aritméticas. Luego se calcula la media aritmética de los residuales retransformados y ese valor es usado como factor de corrección. La expresión matemática de este factor de corrección es:

$$SE = 1/n \sum \log(r_i)$$

donde  $r_i$  son los residuales de cada punto en unidades logarítmicas y  $n$  es el número de casos.

### Ecuaciones

Las ecuaciones construidas en este trabajo son una adaptación de aquellas de Gordon (2003). Se llevó a cabo un nuevo cálculo de las mismas sobre la misma base de datos para poder evaluar la bondad del ajuste con los métodos explicitados más arriba.

Las ecuaciones relacionan las medidas longitudinales de las series molar superior e inferior, como así también las áreas oclusales con la masa corporal. En tal sentido, en este trabajo se obtuvieron dos tipos de estimaciones:

- 1) con la longitud- anteroposterior del diente como variable independiente, o
- 2) con el área oclusal del diente como variable independiente.

La elección de la mejor estimación para cada especie se llevó a cabo mediante la elaboración previa de un ranking de ecuaciones basadas en el %PE. En aquellos casos con valores de %PE muy similares se utilizó el %SEE para “desempatar” entre ecuaciones. Finalmente, a los valores retransformados de la variable dependiente se les aplicó el factor de corrección (SE), a los efectos de

obtener el valor final corregido de cada estimación. En el caso especial de los taxones con dentición plagiaulacoidea (esto es, con premolares hipertrofiados y muy comprimidos lateralmente, como ocurre en la mayoría de los Polydolopimorphia y en algunas especies de Paucituberculata), se utilizó una fórmula especial tomada de Zimicz (2004). La misma relaciona la masa corporal con el área del segundo molar inferior. Dicha ecuación está basada en una muestra de diez especies de marsupiales australianos entre los que se incluyen *Burramys parvus* (Burramyidae) e *Hypsiprymnodon moschatus* (Hypsiprymnodontidae), especies vivientes con dentición plagiaulacoidea.

Dada la dificultad de establecer intervalos discretos para una variable de naturaleza continua, se trató de evitar su utilización en el caso de la masa corporal. Sin embargo, en algunos casos se utilizaron de manera cualitativa las siguientes categorías de tamaño: 1- Muy pequeños < 10 g; pequeños 10-100 g; medianos 100-1000 g; grandes > 1000 g (metaterios no-esparasodontes) y, 2- Pequeños < 2 kg; medianos 2-10 kg; grandes > 10 kg (Sparassodonta).

### ASIGNACIÓN DE CATEGORÍAS TRÓFICAS EN ESPECIES EXTINTAS

En función de las variables de desgaste molar, morfológicas y el tamaño corporal, se establecieron para cada especie las preferencias tróficas de la misma. Los pasos seguidos fueron los siguientes:

- A) Se tuvieron en cuenta las variables morfológicas cualitativas, los índices morfométricos y los de desgaste para establecer la categoría trófica más probable.
- B) Se comparó el valor de masa corporal estimado para cada especie con los rangos de masas corporales para cada categoría trófica obtenidos la base de datos de McNab (2008) que contiene las masas corporales de 638 especies de mamíferos actuales con dieta conocida. Se utilizaron los primeros y terceros cuartiles como límites inferior y superior, respectivamente, para cada categoría trófica. De esta manera se evita llevar a cabo comparaciones con especies que pueden ser de valores extremos (outliers) en la distribución de masas corporales.
- C) En el caso especial de los carnívoros se utilizó la metodología de Van Valkenburgh (1991) para clasificar los mismos en tres categorías tróficas a saber: hipercarnívoros, mesocarnívoros y omnívoros. Esta clasificación está basada en los valores del índice RGA.

*-Hipercarnívoro:* es aquel taxón cuya dieta consiste enteramente de carne de vertebrados (e.g., félidos). En esta categoría también se incluyen los quebrantahuesos (e.g., hienas) aunque con adaptaciones particulares en la dentición premolar para la rotura y masticación de huesos.

*-Mesocarnívoro:* es aquel taxón cuya dieta consiste, en primer lugar, en carne de vertebrados, pero que incorpora otros ítems tales como insectos y otros invertebrados. Es equivalente a la categoría de faunívoro en los taxones generalizados.

*-Omnívoro:* es aquel taxón cuya dieta está compuesta mayormente de ítems no- vertebrados (insectos, otros invertebrados, frutos etc.).

Adicionalmente se tuvieron en cuenta los valores críticos de los restantes índices morfométricos calculados para carnívoros (véase el Capítulo 12). En el Anexo (Tabla 4) se detallan los resultados de las dietas asignadas, las dietas previas establecidas en la literatura y las masas corporales estimadas para cada una de las especies estudiadas. Así mismo se presenta una lista taxonómica con los autores de cada taxón específico (Tabla 5).

## ÍNDICES TRÓFICOS

Una vez clasificadas las especies de acuerdo a sus preferencias tróficas, se calculó un índice para cada Edad-mamífero (SALMA, por el acrónimo inglés de *South American Land Mammal Age*) o asociación faunística que refleja la representación porcentual (en número de especies) de cada categoría trófica respecto del total de las especies. La fórmula para el cálculo de dicho índice es, tomando por ejemplo a los frugívoros, la siguiente:

$$IF = \frac{\text{Nº de frugívoros} * 100}{\text{Nº total de especies}} \quad \text{para cada intervalo temporal (SALMA o Fauna)}$$

Se graficaron los índices para cada intervalo y se describió la evolución de los mismos en función del tiempo. En los casos en que un intervalo arrojara un valor nulo para el índice pero sus intervalos precedente y subsiguiente exhibieran valores mayores a cero, se promediaron ambos valores para el intervalo nulo y ese es el valor graficado finalmente. Esto se debe a que en estos casos es probable que el valor nulo del índice esté representando un artefacto del registro y no una ausencia real de la categoría trófica. Esta metodología se aplicó siempre que las condiciones ambientales (temperatura y precipitaciones) se mantuvieron constantes durante el intervalo considerado. Por el contrario, en los casos en que se obtuvieron dos intervalos consecutivos con valores nulos para el índice, se consideran como una ausencia real de la categoría trófica.

Se graficaron las curvas de evolución de los índices con las de evolución de las variables ambientales de paleotemperaturas y paleoprecipitaciones tomadas de la literatura (Hinojosa, 2005). Esto permitió evaluar el efecto de los parámetros físicos sobre la composición de las faunas de metaterios.

## DIVERSIDAD

En este trabajo se analizó la diversidad (D) en función del tiempo a nivel ordinal, suprafamiliar y familiar. Se analizó solamente la riqueza de especies, ya que la abundancia es imposible de medir en la mayoría de los casos debido a la carencia de datos tafonómicos precisos. Se utilizaron adicionalmente dos medidas de diversidad estandarizadas, la primera por el tiempo (DET) que equivale al número de especies registradas en cada SALMA o fauna dividida por la duración en millones de años de cada intervalo y la segunda por el número de sitios fosilíferos conocidos para cada SALMA (DES). También se analizaron la diversidad de grupos tróficos a través del tiempo y su relación con los parámetros físicos (*i.e* paleotemperaturas medias anuales, paleoprecipitaciones medias anuales) cuyas distribuciones

cronológicas fueron tomadas de la literatura. Siguiendo a Cracraft (1985), se analizó la diversidad macroevolutiva total (Metatheria) y dentro de cada grupo taxonómico (e.g., Sparassodonta). En los patrones intra-grupales se consideró que una *radiación* tiene lugar cuando la riqueza del grupo se incrementa a través del tiempo (entre SALMAs). Cuando la misma disminuye se considera una *reducción* y, cuando se mantiene constante, se considera un período de *estasis*. El uso de los términos radiación y estasis tiene en este apartado una connotación exclusivamente referida a la riqueza de especies.

Una cuestión inherente al análisis de diversidad, adicional a las ya mencionadas, es la calidad del registro en cada uno de los intervalos temporales involucrados en el análisis. Las diferencias en el esfuerzo de muestreo (ya sea por falta de prospección o por falta de aplicación de técnicas específicas como el lavado y conecentrado sedimentario) tienen un impacto notable sobre la estimación de la riqueza de especies. En años recientes ha sido importante el incremento en el número de especies de micromamíferos descriptas a partir de la aplicación de técnicas de lavado, tamizado y concentrado sedimentario (véase Goin et al., en prensa). A fin de tomar en consideración esta fuente variación, se estableció un criterio para determinar las causas más probables de fluctuación en la diversidad en aquellos intervalos que presentaban valores anómalos. Así, cada vez que se registró una disminución anómala en la diversidad, se evaluaron los siguientes aspectos: (a) el esfuerzo de muestreo en las localidades del intervalo involucrado (se tuvieron en cuenta los registros de otras especies de mamíferos y la aplicación o no de técnicas de lavado y concentrado sedimentario) y (b) la existencia de cambios ambientales documentados, ya sea en las variables climáticas o en las asociaciones florísticas.

En función de estos dos aspectos el criterio de decisión fue el siguiente: cada vez que las variables ambientales permanecieron constantes y se observaron falencias en el registro, las anomalías en la diversidad fueron consideradas como resultado de problemas metodológicos. Por el contrario, cada vez que se observaron cambios en las variables ambientales y se descartaron las cuestiones metodológicas, las variaciones en la diversidad fueron consideradas como una respuesta de las asociaciones a la variación de estos parámetros. En otros términos, no fueron consideradas como anomalías sino como verdaderas disminuciones en la riqueza de especies.

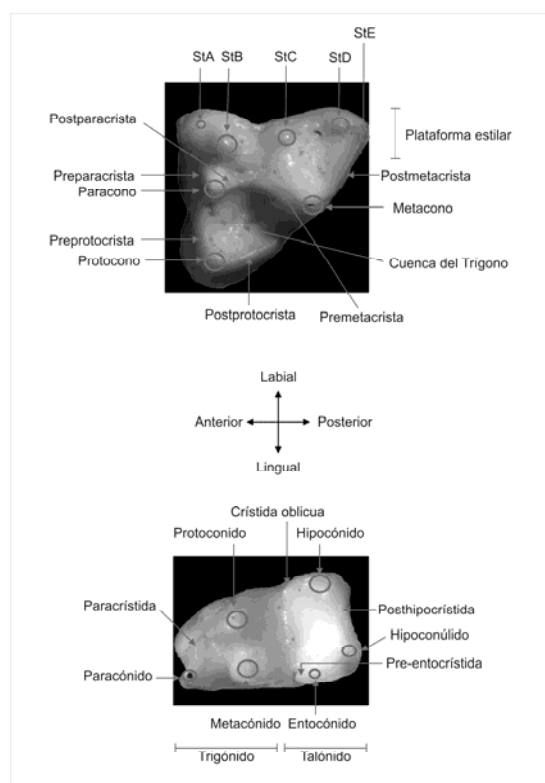
## CAPÍTULO 3. MORFOLOGÍA MOLAR DE LOS METATHERIA

### EL MOLAR TRIBOSFÉNICO

La adquisición del patrón molar tribosfénico constituyó una de las innovaciones más importantes en la historia evolutiva de los mamíferos. La denominación “tribosfénico” deriva de los términos latinos *tribos* (cortar) y *sphenos* (moler); la misma fue introducida por Simpson (1936) en referencia a la funcionalidad del diente, reemplazando los antiguos términos “tuberculosectorial” y “tritubercular”, los que se referían exclusivamente a la morfología del mismo. El molar tribosfénico es un carácter compartido por los Metatheria, los Eutheria y su ancestro común, incluyendo a los denominados “Terios de grado Metatheria-Eutheria” (Bown y Kraus, 1979; Feldhamer et al., 2004).

Los molares superiores están constituidos por una región denominada *trígono*, la cual está formada por tres cúspides principales: el *protocono* (lingual), el *paracono* (anterolabial) y el *metacono* (posterolabial). Una segunda región más pequeña, el *talón*, aparece en numerosos grupos de mamíferos y se ubica posterolingualmente al trígono; el talón suele estar formado por una cúspide, el *hipocono*, el cual puede estar (o no) individualizado como tal. Numerosas cúspides accesorias pueden agregarse al patrón original, sobre todo en el sector labial del diente, denominado *plataforma estilar*, bien desarrollada en los metaterios generalizados (véase la Fig. 3.1). En la dentición inferior, los molares tribosfénicos presentan también dos regiones, denominadas *trigónido* (la anterior) y *talónido* (la posterior). El trigónido soporta tres cúspides principales, a saber: el *paracónido* (anterior), el *protocónido* (posterolabial) y el *metacónido* (posterolingual). El talónido, por su parte, incluye tres cúspides, el *hipocónido* (labial) el *entocónido* (lingual) y el *hipoconúlido* (en los Metatheria, posteromedial). Las cúspides del molar tribosfénico están conectadas por crestas que toman su nombre de acuerdo a la cúspide en la cual se originan. En la Figura 3.1 se señalan las cúspides y crestas más representativas del molar tribosfénico en un marsupial generalizado.

La adquisición del molar tribosfénico habilitó a los mamíferos a conquistar una amplia gama de nichos tróficos. Conjuntamente con la tribosfenia, otras innovaciones morfológicas también relacionadas con el sistema masticatorio (heterodoncia, reducción en los huesos mandibulares, articulación dentario/escamoso, paladar secundario óseo), fueron los disparadores de la enorme radiación adaptativa de los mamíferos. El notable impacto de la tribosfenia en la ecología trófica de los mamíferos tiene su explicación en la mecánica funcional de este diseño molar.



**FIGURA 3.1** Molar Tribosfénico. Arriba: molar superior con sus respectivos accidentes morfológicos. Las cúspides figuradas con el prefijo *St* son las cúspides estilares del molar tribosfénico metaterio (en los euterios estas cúspides se denominan “estilos”, con un prefijo que indica su posición en el eje anteroposterior; e.g., mesostilo). Abajo: Molar inferior con su respectiva nomenclatura.

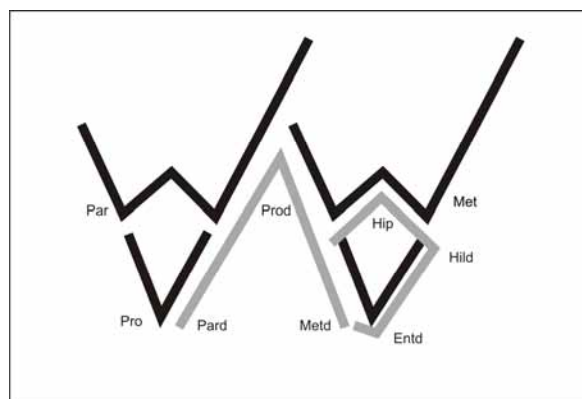
Como se puede observar en la Figura 3.2, la relación espacial entre los molares superiores e inferiores de una dentición tribosfénica generalizada puede ser representada por dos triángulos opuestos que encastran durante la oclusión. Simpson (1936) llamó a este tipo de encastre *mortar and pestle*, en referencia a la manera de funcionar de un mortero y la mano del mortero.

Funcionalmente, el molar tribosfénico permite una separación de las acciones de corte y molienda. En los molares superiores existe un énfasis en la función de corte a lo largo de las crestas que se extienden desde las cúspides y una acentuación de la molienda en la cuenca del trigono. En los molares inferiores, la actividad de corte está dirigida a lo largo de las mayores crestas del trigonídeo, siendo el talonídeo el receptáculo para la molienda. Cuando ambos molares, superiores e inferiores, se observan en oclusión, se pueden distinguir pares de crestas que desarrollan la función de corte y pares de cuencas y cúspides que llevan a cabo la molienda. Estas relaciones (véase la Tabla 3.1) son las que dan origen al patrón de facetas de desgaste (véase más adelante).

Acción	Molar superior	Molar inferior
Corte	Preparacrista	Postprotocrístida
	Postparacrista	Crístida oblicua
	Premetacrista	Posthipocrístida
	Postmetacrista	Paracrístida
	Preprotocrista	Postmetacrístida
	Postprotocrista	Preentocrístida
Molienda	Protocono/ Cuenca del Trígono	Cuenca del talónido / Hipocónido

*Tabla 3.1. Síntesis de las relaciones entre las crestas y las cuencas de los molares tribosfénicos superiores e inferiores.*

A modo de síntesis se puede decir que la innovación fundamental del patrón tribosfénico es el desarrollo de áreas de molienda, ausentes en mamíferos más primitivos (si bien algunos Eupantotheria muestran un talónido, el mismo no tiene cuenca ni hipocónido; en consecuencia, no son considerados tribosfénicos). La adquisición de estas áreas en la dentición molar les confirió a los mamíferos tribosfénicos la posibilidad de explotar una amplia gama de nichos tróficos que previamente les estaban vedados. Ciertos alimentos pueden ser eficientemente procesados mediante un diseño molar compuesto básicamente por cúspides agudas; tal es el caso de los insectos blandos, los cuales simplemente requieren estas cúspides para vencer la resistencia inicial del exoesqueleto y acceder al interior corporal, rico en nutrientes. Sin embargo, otros alimentos (frutas, semillas, hojas, insectos duros) requieren mayor preparación; en estos casos, una simple cresta o una cúspide no son suficientes para procesarlos de manera efectiva y energéticamente sustentable. Para este último tipo de alimentos el molar tribosfénico, con sus áreas de corte y de molienda, constituye una herramienta efectiva. Al permitir las acciones tanto de corte como de compresión, el molar tribosfénico permitió, por ejemplo, el desarrollo de dietas omnívoras. Las desviaciones de esta amplia categoría trófica son una consecuencia del énfasis diferencial hacia la función de corte o hacia la de molienda (Hiiemae, 2000). Las bases mecánicas y funcionales de la masticación en los mamíferos se discuten más adelante, como así también las propiedades físicas de los diversos tipos de alimentos.



*Figura 3.2. Esquema de los molares tribosfénicos superior e inferior durante la oclusión. Nótese la disposición de triángulos opuestos y el encastre del tipo “mortar and pestle” descrito por Simpson (1936). En negro, el perfil oclusal de dos molares superiores contiguos (por ejemplo, M2-3); en gris, perfil oclusal de un molar inferior (m3), antagonista funcional de ambos. Referencias: Hip. Hipocónido; Hild. Hipoconúlido; Met. Metacono; Metd. Metacónido; Par. Paracono; Pard. Paracónido; Pro. Protocono; Prod. Protocónido.*



## MORFOTIPOS MOLARES

En este apartado se resumen brevemente los rasgos morfológicos más sobresalientes de los molares de los distintos grupos de metaterios paleógenos. Se hace referencia exclusivamente a la dentición molar ya que la intención es evidenciar el grado de diferenciación respecto del molar tribosfénico generalizado.

Otros aspectos de la dentición como la posesión de incisivos procumbentes, dientes plagiaulacoideos, caninos y/o premolares sectoriales, se discuten más adelante. Se consideran denticiones generalizadas a aquellas en las cuales puede reconocerse claramente, en los molares, el patrón tribosfénico básico. Por el contrario, las denticiones especializadas son aquellas en las que se dificulta el reconocimiento del patrón cuspidal tribosfénico generalizado.

### El patrón molar generalizado

Para ser considerado generalizado respecto de su morfología molar, un metaterio debe reunir una serie de rasgos que pueden ser ejemplificados con el molar de *Kokopellia juddi*, quizá uno de los taxones que mejor representan de la condición primitiva entre los representantes de este grupo. Otros taxones que bien pueden representar dicha condición son los de los “Alphadontidae” (véase una discusión sobre la naturaleza, contenidos y afinidades de este grupo en Kielan-Jaworowska et al., 2004), cuyos géneros más representativos son *Alphadon* Simpson 1927, *Turgidodon* Cifelli 1990 y *Albertatherium* Fox 1971. Las especies de todos estos taxones se restringen al Cretácico Tardío de América del Norte. Los molares superiores de todas estas especies son triangulares, con el paracono generalmente subigual o más alto que el metacono, cónulos bien distintivos y una amplia plataforma estilar en la que se reconocen las cúspides estilares A, B, C y D. La preprotocrista se extiende labialmente hasta la cúspide estilar A. La preparacrista y postmetacrista son subiguales en longitud y la centrocrista (cresta que constituye la suma de ambas) es recta. Los molares inferiores de *Alphadon* tienen el protocónido alto, el paracónido ligeramente más corto que el metacónido, los talónidos altos y el hipoconúlido muy próximo al entocónido. Entre los metaterios del Paleógeno, las familias que reúnen esta serie de caracteres básicos corresponden al conjunto de metaterios agrupados en “Ameridelphia” *incertae sedis* (véase el Capítulo 4) y al orden Microbiotheria (Figura 3.3).

Las mayores diferencias de los Ameridelphia paleógenos con *Alphadon* se basan en modificaciones menores en la expresión de las cúspides estilares, principalmente la StC que puede o no estar presente, en la altura del trigónido, en el ancho del talónido y en general en las proporciones dentales. En el caso de los Microbiotheria, las modificaciones son más importantes e involucran la unión de la preparacrista con la StA, la progresiva reducción de la plataforma estilar y el acortamiento de la cresta preprotoconal.

En la Figura 3.3 se ejemplifican las morfologías molares de cada familia y a continuación se detallan las diferencias morfológicas de los géneros más representativos con respecto al molar de *Alphadon*. En los peradéctidos las modificaciones son menores: *Peradectes* es muy similar a *Alphadon*, tiene el paracono y el metacono subiguales en altura, una centrocrista relativamente recta, un protocono

amplio con cónulos distintivos. La plataforma estilar está bien desarrollada pero los estilos están reducidos y la cresta preprotoconal es evidente. En *Pucadelphys* se observa con respecto a *Alphadon* un agrandamiento de la StC, una menor inflexión del ectoflexo y una cresta preprotoconal más corta en los molares superiores. En los molares inferiores, el trigónido está muy elevado por encima del talónido y es comprimido antero-posteriormente salvo en el m1. En *Jaskadelphys*, el protocono está muy comprimido anteroposteriormente y el metaconúlo está reducido. Las cúspides son mucho más agudas que en *Alphadon* dándole al diente un aspecto grácil. En *Protodidelphis* el metacono es más alto que el paracono y el protocono se halla desplazado anteriormente hasta la altura de la StB.

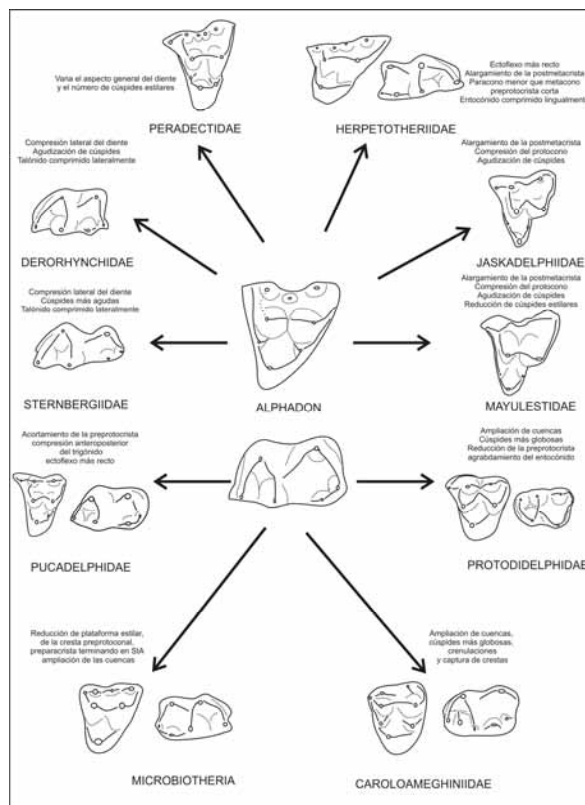


Figura 3.3. Morfotipos generalizados de molares superiores e inferiores y sus diferencias respecto del patrón molar de *Alphadon*.

La centrocrista tiene su punto de inflexión prácticamente sobre el margen labial del diente. En general el aspecto del diente es más robusto que en *Alphadon* debido a que las cúspides son más globosas. Los molares inferiores de *Protodidelphis* se diferencian de los de *Alphadon* en el enorme tamaño del entocónido con respecto al hipoconúlo y en el aspecto mucho más robusto del diente. En *Derorhynchus* los molares superiores tienen el ectoflexo más superficial que los de *Alphadon* y el protocono es amplio con los cónulos reducidos. Los molares inferiores tienen el talónido corto (comprimido anteroposteriormente) y el entocónido mucho más grande. En *Sternbergia* los molares inferiores están comprimidos lateralmente, la crístida oblicua es más paralela al eje antero-posterior que la de *Alphadon* y el aspecto general del diente es grácil. Los *Caroloameghiniidae* son la familia con mayores modificaciones respecto del patrón tribosfénico básico dentro del contexto general de las

denticiones generalizadas. En *Caroloameghinia* las cúspides son más globosas que en *Alphadon*, siendo la centrocrista más recta que en este último. Las cúspides estilares StB y StD son bien notorias y la primera de ellas emite una serie de crenulaciones dirigidas hacia el valle medio (véase Goin, 2006). Los cónulos están bien desarrollados y el protocono es muy amplio configurando una cuenca del trigono también amplia. En los molares inferiores los talónidos son amplios, con la crístida oblicua más recta que en *Alphadon*. El protocónido es la cúspide más alta del trigónido; la postprotocrístida se encuentra desacoplada de la postmetacrístida y dirigida hacia una cúspide accesoria ubicada en la postero-lingual al metacónido. La premetacrístida está reducida y dirigida hacia la cuenca del trigónido. Los Herpetotheriidae están representados en el Paleógeno sudamericano por *Rumiodon* (Goin y Candela, 2004). Este género tiene una plataforma estilar con todos los estilos (A-E) y con las StB, StC y StD más desarrolladas. El paracono está labializado y es de mucho menor tamaño que el metacono. La postmetacrista es mucho más larga que preparacrista, a diferencia de *Alphadon* en el que alcanzan longitudes similares. El protocono está comprimido labio-lingualmente y la preprotocrista es proporcionalmente más corta que la de *Alphadon*. En los molares inferiores el entocónido está comprimido lingualmente y forma una pared paralela al eje anteroposterior. El talónido está comprimido en sentido anteroposterior respecto de *Alphadon*.

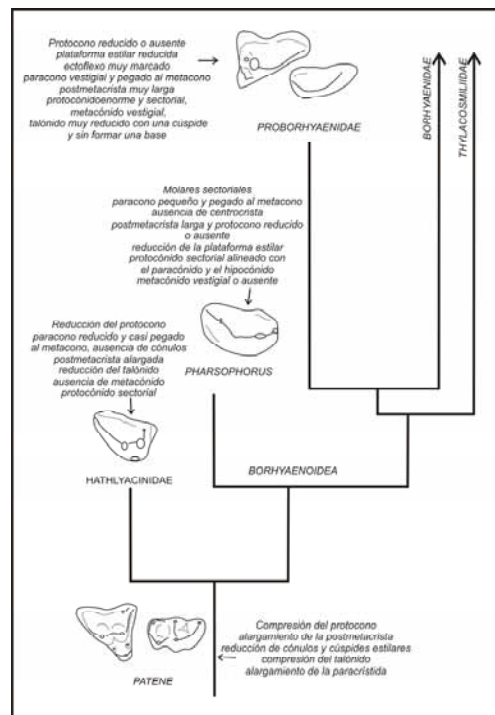
Los Mayulestidae representan una línea de transformaciones tendientes a la faunivoría. Las cúspides estilares están reducidas en número a la StB y la StD. El ectoflexo es muy marcado, el paracono es ligeramente más pequeño que el metacono. La postmetacrista está alargada respecto de la preparacrista y la centrocrista es recta. El protocono está comprimido antero-posteriormente y los cónulos son reducidos. En los molares inferiores el protocónido es la cúspide más alta del trigónido y la preprotocrístida (que es proporcionalmente larga) porta una muesca profunda. El talónido está comprimido lateralmente y porta dos grandes cúspides el hipocónido y el hipoconúlido. El entocónido está reducido.

### Denticiones especializadas

A diferencia de los grupos generalizados, las denticiones especializadas no pueden derivarse fácilmente del patrón molar de *Kokopellia*, *Alphadon* o, en general, de los “Alphadontidae”.

En los Sparassodonta se observa en líneas generales una tendencia a la transformación de los molares en hojas cortantes. Esta transformación involucra una serie de cambios morfológicos que, ya en *Patene* (uno de los más generalizados miembros del orden; véase Forasiepi, 2009), son evidentes y presagian las mayores transformaciones que tendrán lugar en los grupos más especializados. Hay en los representantes de este género una reducción de los protoconos, un alargamiento de la postmetacrista y una reducción de las cúspides estilares en los molares superiores, cambios que son acompañados en los molares inferiores por una reducción del metacónido y el talónido. En los Hathlyacinidae, las modificaciones involucran una reducción del protocono por compresión antero-posterior, un acercamiento entre el paracono y el metacono y un alargamiento de la postmetacrista en los molares superiores. En los molares inferiores estas transformaciones se correlacionan con una compresión lateral

de los molares, la desaparición del metacónido, el agrandamiento del protocónido que se transforma en sectorial y ocupa virtualmente todo el espacio del trigónido dejando al paracónido reducido al extremo anterior. En el talónido se produce un acortamiento y aunque están presentes las tres cúspides, las mismas son pequeñas. El progresivo alineamiento de las cúspides en el eje anteroposterior de los molares inferiores es uno de los rasgos más notables. Los Borhyaenoidea representan la más extrema especialización dentro del orden y están representados por la familia Thylacosciliidae más el grupo formado por las familias Proborhyaenidae y Borhyaenidae *sensu* Forasiepi, 2009). Los Borhyaenoidea basales ejemplificados en la Figura 3.4 con *Pharsophorus* muestran una transformación de los molares superiores e inferiores en sendas hojas cortantes. Los molares superiores tienen el paracono de pequeño tamaño y pegado al metacono, de manera que no hay centrocrista, la postmetacrasta es muy larga y aguda, el protocono está reducido o ausente y la plataforma estilar notablemente reducida en tamaño y número de cúspides. Los molares inferiores están comprimidos lateralmente con el protocónido hipertrofiado, cortante y central, y está alineado con el paracónido (que está reducido) y con el hipocónido. El metacónido es vestigial o está ausente. El talónido está reducido al hipocónido y al entocónido; es muy pequeño y no alcanza a formar una base. Los Proborhyaenidae representan, junto con los (estrictamente neógenos) Thylacosciliidae, los metaterios carnívoros más especializados (véase Patterson y Marshall, 1978; Bond y Pascual, 1983; Goin, 1997; Forasiepi, 2006). En los proboriénidos se observa un fenómeno de gigantismo que sólo ha sido equiparado por los australianos Thylacoleonidae (véase Wroe, 2003 y resultados de este trabajo). En los molares superiores de *Callistoe* y *Proborhyaena* el protocono está virtualmente ausente, el paracono, el metacono y la postmetacrasta forman una cresta cortante continua, la plataforma estilar está muy reducida y el ectoflexo es muy marcado (véase Bond y Pascual, 1983; Babot et al., 2002). En los molares inferiores el paracónido y el protocónido están alineados y forman una gran hoja sectorial. El metacónido está reducido generalmente a un vestigio de cúspide adosada a la parte posterior del protocónido. El talónido está muy reducido y porta una única cúspide pero no constituye una base.



**Figura 3.4.** Evolución del patrón molar de los Sparassodonta (basado en Forasiepi, 2009).

Los Poydolopimorphia diferenciaron durante el Paleógeno tres líneas morfológicas que pueden derivarse del patrón molar de *Glasbius* (Glasbiidae): los Bonapartheriioidea y los Argyrolagoidea (ambos formando parte del Suborden Bonapartheriiformes) y los Polydolopoidea (referibles al Suborden Polydolopiformes; véase la Figura 3.5). Todas ellas evolucionaron a una morfología molar cuadrangular aunque mostrando claras variantes. En el caso de los Bonapartheriioidea se puede establecer claramente la evolución del patrón molar desde los Rosendolopidae más generalizados hasta, por ejemplo, los más derivados Bonapartheriidae. En *Rosendolops* se observa, como en los restantes miembros del orden, un apareamiento entre las cúspides estilares StB y StD con el paracono y el metacono, respectivamente, y un agrandamiento del metacónulo que le confiere al diente un aspecto subcuadrangular. La preparacrística, centrocrista y postmetacrística no están desarrolladas en *Rosendolops* ni en los restantes miembros del orden. Los Prepidolopidae representan otro grado más avanzado de especialización con respecto a *Rosendolops*. En esta familia se observa una innovación con respecto al margen labial del molar superior. Las cúspides estilares StB y StD se adosan al paracono y al metacono respectivamente. El molar sigue siendo subcuadrangular porque el metacónulo permanece relativamente invariable en tamaño con respecto a *Rosendolops*. El grado más avanzado de especialización dentro de los Bonapartheriioidea lo tipifican *Bonapartherium* y *Epidolops*. En ambos géneros se observa el mismo fenómeno que en los Prepidolopidae, donde las cúspides estilares se fusionan al paracono y metacono y se le adiciona un notable ensanchamiento del metacónulo que le da al molar la forma cuadrangular. En los representantes de estos géneros el protocono y el metacónulo tienen tamaños equivalentes.

Los Argyrolagoidea paleógenos están representados por géneros que muestran los rasgos incipientes de un linaje que alcanzará un grado extremo de especialización durante el Neógeno. Dos

agrupaciones se reconocen para el Paleógeno, la familia Groeberiidae y un grupo de rango familiar indeterminado compuesto por los géneros *Praedens*, *Klohnia* y *Epiklohnia*. La familia Groeberiidae está compuesta por un solo género, *Groeberia* de características cráneo-dentarias excepcionales (véase Pascual et al. 1994). Los groebéridos alcanzan los molares cuadrangulares mediante la incorporación del metacónulo a la cuenca del trigono. Presentan además un esmalte notablemente grueso con una invaginación o flexo en la cara lingual del diente que no alcanza la capa de dentina (Figura 3.5). En *Praedens*, *Klohnia* y *Epiklohnia* se evidencia un proceso de especialización extrema en el cual aparecen estructuras neomórficas y hay una reorganización topográfica de las cúspides (véase Goin et al. 2010). A estas modificaciones se le adiciona el agrandamiento del metacónulo y el apareamiento de las cúspides StB y StD con el paracono y el metacono, respectivamente, al menos en *Klohnia* y *Epiklohnia*. El resultado es un molar cuadrangular, que en estos dos últimos géneros presentan un flexo entre el protocono y el metacónulo bien marcado (Figura 3.5).

En los Polydolopiformes, el molar cuadrangular evolucionó a partir de un agrandamiento del paracónulo y del metacónulo, los que se alinean con el protocono en el margen lingual del diente. Esta configuración ya está presente en los molares de *Roberthoffstetteria*; por lo que Goin et al. (2003) interpretaron que constituía una sinapomorfía clave de todo el linaje. La resultante de estas modificaciones es un molar superior de aspecto cuadrangular (*Pliodolops*) y, en ocasiones, rectangular (*Kramadolops*). Un rasgo común a todos los Polydolopiformes es la presencia de cúspides supernumerarias cuyo tamaño y número es variable en los distintos taxones (Figura 3.5).

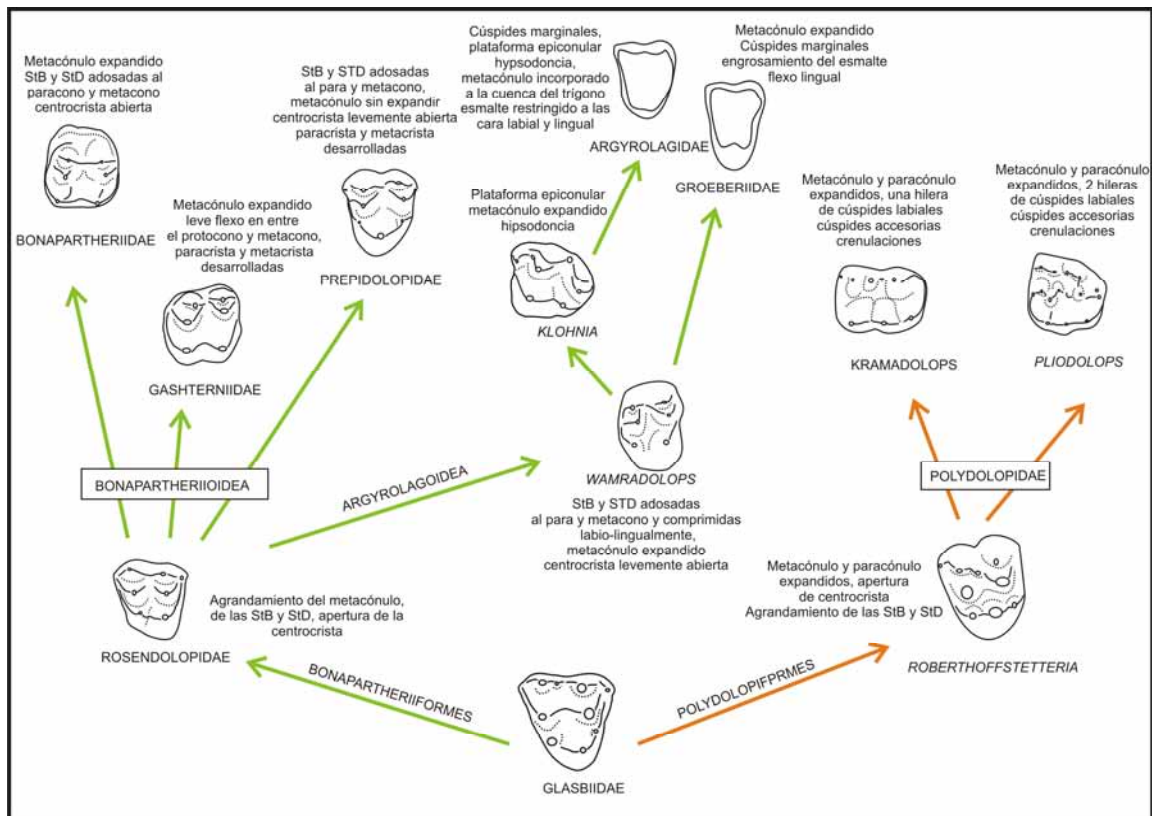


Figura 3.5. Evolución de los distintos morfotipos molares dentro del orden Polydolopimorphia (molares superiores).

Finalmente el último gran grupo de marsupiales especializados es el Orden Paucituberculata. Está representado en el Paleógeno por algunos géneros basales como *Bardalestes* y *Evolestes* (Goin et al., 2007, 2009), algunos Pichipiliidae como *Quirogalestes* y otros géneros que se encuentran en la base de la radiación Paleothentidae + Abderitidae como *Pilchenia*, *Perulestes* y *Sasawatsu* (véase Abello, 2007). Los rasgos más notorios que caracterizan a los Paucituberculata son, en los molares inferiores, la expansión lingual del hipocónido, la compresión labio-lingual del entocónido y la reducción del paracónido en el m1. En los molares superiores, los Paucituberculata también muestran rasgos diagnósticos notables (Abello, 2007). En la plataforma estilar la cúspide anterolabial corresponde a la StB que está enfrentada al paracono. La cúspide postero-lingual corresponde a la fusión de las StC y la StD, las que están enfrentadas al metacono el cual en ocasiones se halla reducido. Las cúspides estilares así conformadas son desproporcionadamente grandes en relación al paracono y al metacono (Goin et al., 2009). El metacónulo está expandido y sobre-elevado en relación al plano oclusal del protocono, dándole al molar un aspecto cuadrangular. A diferencia de los Polydolopimorphia, este cónulo se halla en un plano superior al protocono de modo que no forma una superficie continua con el mismo y además mantiene la cresta premetaconular (Figura 3.6).

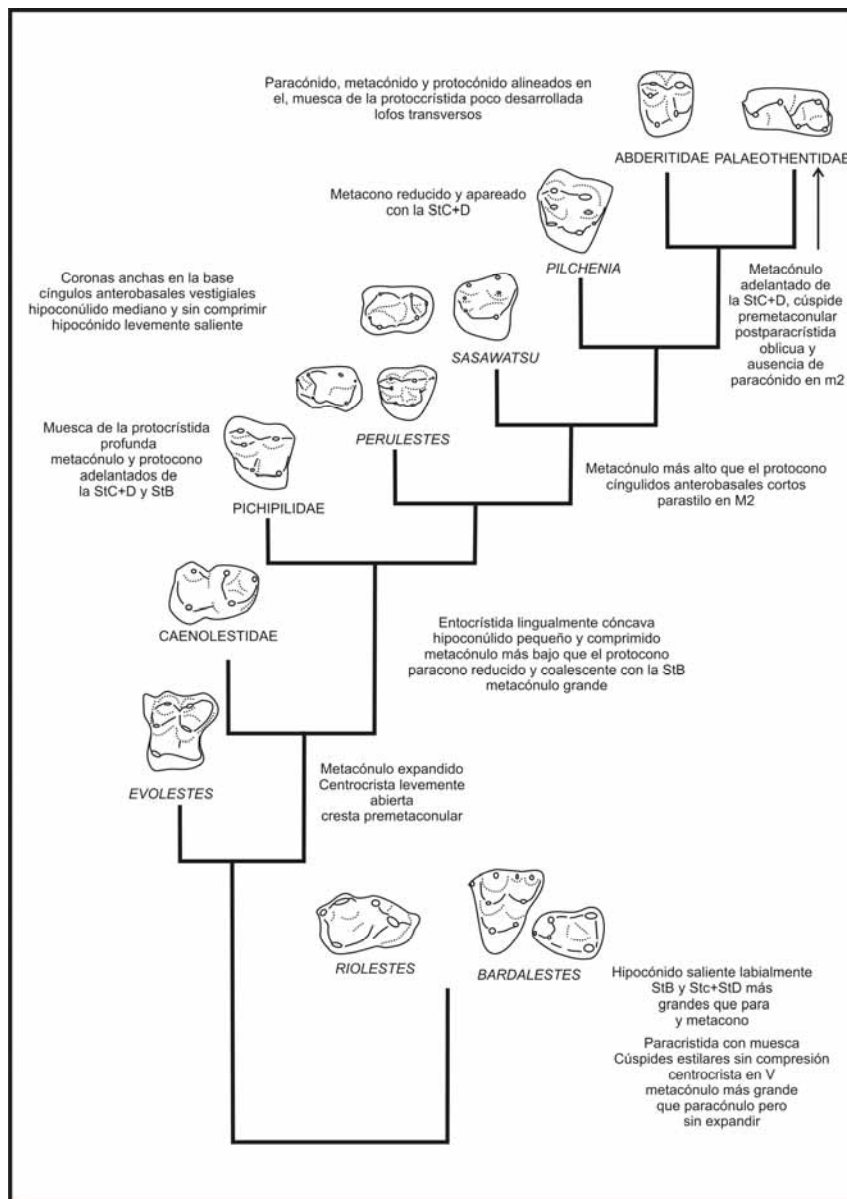


Figura 3.6 Evolución del patrón molar de los Paucituberculata (arreglo filogenético basado en Abello, 2007 y Goin et al. 2009). Molares superiores e inferiores.



## CAPÍTULO 4- CONTEXTO FILOGENÉTICO Y PALEOBIOGEOGRÁFICO

### CONCEPTOS DE METATHERIA, MARSUPIALIA Y AUSTRALIDELPHIA

El término Metatheria es utilizado para reunir a los marsupiales vivos (Marsupialia) y sus relativos extintos, los que incluyen a los Deltatheroidea (Rougier et al. 1998) y los Asiadelphia (Luo et al. 2003), entre otros (véase Kielan-Kaworowska et al., 2004). En la Figura 4.1 se grafican cladogramas recientes que intentan resolver las relaciones filogenéticas a nivel de Metatheria-Eutheria. Los Metatheria más antiguos conocidos provienen del Cretácico de Asia y América del Norte. Los Deltatheroidea más los Asiadelphia son un clado por lo general considerado como el grupo hermano de Marsupialia (Rougier et al. 1998, Muizón y Lavedeze, 2007), o más aun de todos los Theria vivos (Marsupialia + Eutheria; véase Luo et al. 2002). *Sinodelphys* junto con *Holoclemensia* son dos de los Asiadelphia más antiguos que ya muestran algunos de los caracteres diagnósticos de Marsupialia. Un estudio del metaterio más antiguo hasta ahora conocido, *Sinodelphys szalayi*, del Cretácico inferior de Asia llevó a Luo et al. (2003) a postular que la divergencia entre metaterios y euterios ocurrió en Laurasia no más tarde que los 125 Ma. Tanto *Sinodelphys* como *Holoclemensia* comparten la fórmula postcanina primitiva de tres premolares y cuatro molares y tienen en los molares superiores una amplia plataforma estilar con una o más cúspides estilares. Aunque en *Sinodelphys* se evidencia una aproximación entre el entocónido y el hipoconúlido, los mismos no alcanzan a juntarse tal como ocurre en Marsupialia. *Deltatheridium* está más relacionado aun con los marsupiales vivos, ya que comparte con ellos un mayor número de caracteres diagnósticos como por ejemplo el tipo de reemplazo dentario. En Marsupialia sólo se reemplaza el tercer premolar deciduo (dP3/3). Sin embargo en *Deltatheridium* el tiempo de reemplazo es más corto y el P3/3 emerge al mismo momento que el M3/3, mientras que en los marsupiales vivos dicho reemplazo ocurre cuando emerge el M4/4 (Rougier et al., 1998).

Las sinapomorfias craneo-dentarias que sustentan el clado Metatheria son las siguientes (Luo et al. 2003): presencia de tres premolares y cuatro molares con reemplazo simple del último premolar; entocónido próximo al hipoconúlido; cingúlido posterolabial presente; proceso angular curvado hacia adentro y extensión posterior de la fosa masetérica.

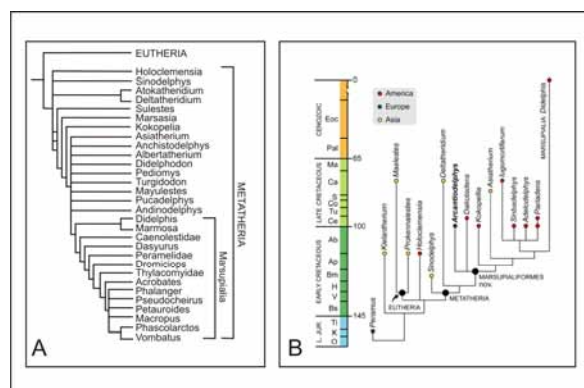


Figura 4.1. Cladogramas que muestran la extensión de los conceptos de Metatheria, Marsupialiformes y Marsupiales. A. modificado de Luo et al. 2003 y B. modificado de Vullo et al. 2009.

En la Figura 4.1 B se muestra un cladograma a partir del cual Vullo et al. (2009) sustentaron el clado Marsupialiformes. Los autores definieron a los Marsupialiformes como metaterios caracterizados por la presencia de los siguientes rasgos: paracónido alargado pero más pequeño que el metacónido, hipoconúlido lingual y próximo al entocónido pero no apareado con éste, entocónido bien desarrollado, paracono y metacono de tamaño similar y bien separados, plataforma estilar amplia con las StC y StD pequeñas, protocono amplio y ausencia de cingulo lingual. El concepto de Marsupialia incluye a todos los órdenes de marsupiales vivos; la principal sinapomorfía que los define es el apareamiento del entocónido con el hipoconúlido.

Australidelphia es un término originalmente utilizado en contraposición a “Ameridelphia” (grupo no natural; véase más arriba) para hacer referencia a las dos radiaciones más importantes de marsupiales que dieron origen a las actuales faunas de Australia y América del Sur. Ambos términos fueron acuñados por Szalay (1982) para dividir a los marsupiales en dos cohortes en función de las facetas articulares del astrágalo en la junta articular del tobillo. En los “Ameridelphia” existiría un patrón de facetas articulares separado; esto es, el astrágalo contacta con el calcáneo mediante facetas claramente separables unas de otras. En los Australidelphia este contacto ocurre por medio de una faceta articular continua (Szalay, 1982; 1994). Uno de los puntos más controvertidos alrededor de la clasificación de Szalay es la posición del microbiotérico *Dromiciops gliroides*. Este autor lo consideraba como el grupo hermano de los Dasyuromorphia mientras que Marshall (1990) lo trataba como el grupo hermano de todos los Australidelphia, una visión contraria a la que hasta el momento se tenía. *Dromiciops* era considerado previamente al trabajo de Szalay o bien como un Didelphidae o bien como un Microbiotheriidae pero siempre dentro de la misma superfamilia u orden (Simpson, 1945; Kirsch, 1977). La existencia de los Australidelphia como grupo natural ha sido soportada en trabajos posteriores, como así también la pertenencia de *Dromiciops* a este clado (e.g., Springer et al., 1998). Aunque las relaciones de *Dromiciops* con uno u otro grupo de marsupiales australianos permanecen en debate (véase Springer et al., 1997; Rougier et al., 1998; Wroe, 2000; Muizon y Lavedeze, 2007; Beck, 2008; Horovitz y Sánchez-Villagra, 2003; Horovitz et al., 2008), la pertenencia de este a los Australidelphia es ampliamente aceptada. Szalay (1994) incluye dentro del clado de los “Ameridelphia” al Orden Didelphida conformado por el Suborden Archimetatheria (Pediomyinae, Alphadontinae, Glasbiinae, y Peradectinae); el Suborden Sudameridelphia (Itaboraiformes (comadreja del Paleoceno temprano), Polydolopimorphia y Sparassodonta); el Suborden Glirimetatheria (Paucituberculata más Simpsonitheria (incluyendo a Gashternidae, Groeberiidae, Argyrolagidae y Patagoniidae)) y el Suborden Didelphimorphia (Didelphidae y Sparassocynidae). Esta conformación de Ameridelphia ha cambiado radicalmente en los últimos años debido al hallazgo de nuevos especímenes y a las importantes revisiones taxonómicas de los grupos de marsupiales sudamericanos extintos (Abello, 2007; Chornogubsky, 2010; Forasiepi, 2009; Goin y Candela, 1996, 1998, 2004; Goin et al., 1998; Goin et al., 2003 a y b; Goin y Oliveira, 2007; Goin et al. 2010). Philips et al. (2006) consideran que “Ameridelphia” está constituido por los Didelphimorphia más los Paucituberculata entre los grupos de marsupiales vivos. Teniendo en cuenta que existen varias revisiones en curso sobre linajes basales de

Metatheria, en este trabajo se considera a los “Ameridelphia” como un agrupamiento no natural de metaterios no pertenecientes a la Supercohorte Marsupialia. Entre los “Ameridelphia” sudamericanos se incluye a los Sparassodonta y a un conjunto de metaterios basales representados por los taxones de Tiupampa más los “didelfoideos” de Itaboraí (véase Kielan-Jaworowska et al., 2004, para la inclusión de taxones del Cretácico de América del Norte en este grupo). La siguiente clasificación refleja los conceptos antes mencionados y fue tomada de Goin et al. (en prensa a).

CLASE MAMMALIA Linnaeus, 1758
INFRACLASE METATHERIA Huxley, 1880
COHORTE “AMERIDELPHIA” Szalay, 1982
“AMERIDELPHIA” <i>incertae sedis</i>
FAMILIA PUCADELPHIIDAE Muizon, 1998
FAMILIA JASKHIDELPHIIDAE Muizon, 1991
FAMILIA MAYULESTIDAE Muizon, 1994
FAMILIA PROTODIDELPHIDAE Marshall, 1987
FAMILIA DERORHYNCHIDAE Marshall, 1987
FAMILIA STERNBERGIDAE Szalay, 1994
FAMILIA PERADECTIDAE Crochet, 1979
FAMILIA CAROLOAMEGHINIDAE Ameghino, 1901
FAMILIA HERPETOTHERIIDAE Trouessart, 1879
ORDEN SPARASSODONTA Ameghino, 1884
FAMILIA RONDDELPHIDAE Marshall, Case & Woodburne, 1990
FAMILIA HATHLIACYNIDAE Ameghino, 1894
SUPERFAMILIA DORHYAENOIDEA Ameghino, 1894
FAMILIA BORHYAENIDAE Ameghino, 1894
FAMILIA PROBORHYAENIDAE Ameghino, 1897
FAMILIA THYLACOMILIDAE Riggs, 1933
SUPERCORHOTE MARSUPIALIA Gill, 1872
ORDEN DIDELPHIMORPHIA Gill, 1872
FAMILIA DIDELPHIDAE Gray, 1821
SUBFAMILIA GLIRONINAE Voss and Jansa, 2009
SUBFAMILIA CALUROMYINAE Kirsch, 1977
SUBFAMILIA HYLADELPHINAE Voss and Jansa, 2009
SUBFAMILIA DIDELPHINAE Gray, 1821
TRIBU MARMOSINI Hershkovitz, 1992
TRIBU METACHIRINI Hershkovitz, 1992
TRIBU DIDELPHINI Gray, 1821
TRIBU THYLAMYINI Hershkovitz, 1992
FAMILIA SPARASSOCYNIDAE Reig, 1958
ORDEN PAUCITUBERCULATA Ameghino, 1894
SUPERFAMILIA CAENOLESTOIDEA Trouessart, 1898
FAMILIA CAENOLESTIDAE Trouessart, 1898
SUPERFAMILIA PALAEOTHENTOIDEA Sinclair, 1906
FAMILIA PICHIPIDAE Marshall, 1980
FAMILIA PALAEOTHENTIDAE Sinclair, 1906
FAMILIA ABDERITIDAE Ameghino, 1889
COHORTE AUSTRALIDELPHIA Szalay, 1982
ORDEN MICROBIOTHERIA Ameghino, 1887
FAMILIA WOODBURNODONTIDAE Goin et al., 2007
FAMILIA MICROBIOTHERIIDAE Ameghino, 1887
ORDEN POLYDOLOPIMORPHIA Archer, 1984
FAMILIA GLASBIIDAE Clemens, 1966
SUBORDEN BONAPARTHERIIFORMES Pascual, 1980
SUPERFAMILIA BONAPARTHERIOIDEA Pascual, 1980
FAMILIA PREPIDOLOPIDAE Pascual, 1980
FAMILIA BONAPARTHERIIDAE Pascual, 1980
SUBFAMILIA BONAPARTHERINAE Pascual, 1980
SUBFAMILIA EPIDOLOPINAE Pascual & Bond, 1981
FAMILIA GASHTERNIDAE Marshall, 1987
FAMILIA ROSENDOLPIDAE Goin, Abello & Chornogubsky, 2010
FAMILIA SILLUSTANIDAE Crochet & Sigé, 1996
SUPERFAMILIA ARGYROLAGOIDEA Ameghino, 1904
FAMILIA GROEBERIDAE Patterson, 1952
FAMILIA PATAGONIDAE Pascual & Carlini, 1987
FAMILIA ARGYROLAGIDAE Ameghino, 1904
SUBORDEN POLYDOLOPIFORMES Kinman, 1994
FAMILIA POLYDOLOPIDAE Ameghino, 1897
?METATHERIA
FAMILIA NECROLESTIDAE Ameghino, 1894

## FILOGENIA DE LOS METATHERIA

### “Ameridelphia” *incertae sedis*

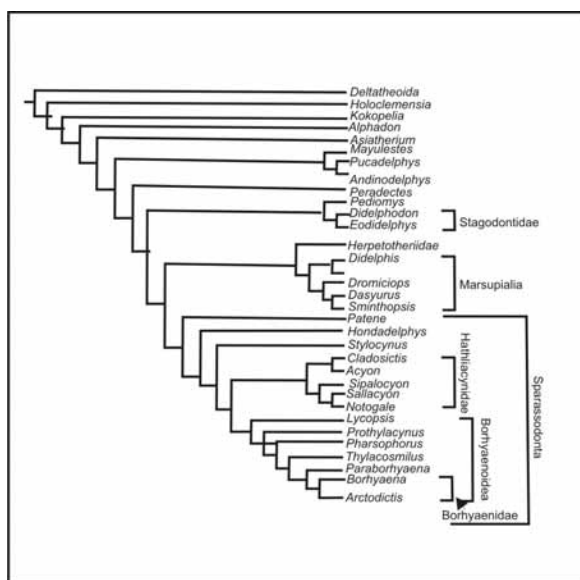
“Ameridelphia” *incertae sedis* contiene a un grupo de metaterios basales, de aspecto generalizado, que quedan fuera del clado Marsupialia (Rougier et al. 1998; Luo et al. 2003), e incluso del grupo Marsupialia + Sparassodonta (Forasiepi, 2009). Si bien casi todos estos taxones fueron originalmente

referidos a los Didelphimorphia, Didelphoidea, Didelphidae o incluso a los Didelphinae (e.g., Paula Couto, 1955) no pueden incluirse dentro del orden Didelphimorphia el cual está constituido por verdaderos marsupiales (véanse las Figuras 4.1 y 4.3). La mayor parte de los metaterios de Tiupampa e Itaboraí quedan incluidos en este agrupamiento y representan la primera radiación de metaterios en América del Sur. Szalay (1994) consideraba este conjunto de taxones como Ameridelphia Itaboraiformes y los agrupaba junto con los Polydolopiformes y Paucituberculata en el Suborden Sudameridelphia. Esta hipótesis de relación ha sido abandonada luego de que se demostrara la inexistencia de los “pseudodiprotodontes” como grupo natural (Goin et al. 2009). En tanto habrían evolucionado a partir de los Microbiotheria, se ha postulado que los Polydolopimorphia forman parte de los Australidelphia (Goin y Candela, 2004; Goin et al., 2009). Entre los “Ameridelphia” *incertae sedis* se incluyen a las familias Pucadelphyidae, Mayulestidae, Jaskadelphidae, Peradectidae, Caroloameghiniidae, Protodidelphidae, Derorhynchidae, Sternbergiidae y Herpetotheriidae.

### Sparassodonta

Las afinidades filogenéticas de los Sparassodonta han estado sujetas a intensos debates. Se ha discutido desde su pertenencia a los Metatheria hasta su posición relativa respecto de otros metaterios (véase Forasiepi, 2009). Marshall et al. (1990) reconocieron seis familias dentro del orden Sparassodonta: Stagodontidae, Hondadelphidae, Hathliacynidae, Borhyaenidae, Proborhyaenidae y Thylacosmilidae. Marshall y Kielan-Jaworowska (1992) plantearon una relación de afinidad entre los Sparassodonta y los Deltatheroidea, hipótesis que fue argumentada en contrario por Muizon (1994) y Muizon et al. (1997), quienes argumentaron, adicionalmente, a favor de la pertenencia del taxón tiupampense *Mayulestes* a los Borhyaenoidea. Goin y Oliveira (2003) consideraron que los Borhyaenoidea evolucionaron a partir de un stock de peradectidae. Esta hipótesis ha sido corroborada por los recientes análisis filogenéticos del orden Sparassodonta que los ubican como el grupo hermano del clado Marsupialia + Herpetotheriidae (Figura 4.3) teniendo ambos a *Peradectes* como ancestro común (Forasiepi, 2009). Esta última hipótesis de relación implica que los Sparassodonta no son marsupiales sino metaterios y que el ancestro común de marsupiales y Sparassodonta debe necesariamente encontrarse en América del Sur (Forasiepi, 2009). Rougier et al. (1998) ya habían sugerido que el origen de los Marsupialia podría hallarse en América del Sur y que la dispersión hacia Australia debe haber respondido a un evento migratorio vía Antártida. Otro resultado importante del análisis de Forasiepi (2009) es la ubicación de los taxones de Tiupampa con respecto al clado Sparassodonta + Marsupialia. *Mayulestes*, *Pucadelphys* y *Andinodelphys* aparecen agrupados y basales a *Peradectes*. Este resultado no soporta la hipótesis de Muizon (1997) y Muizon y Lavedeze (2007) de que *Mayulestes* es un Sparassodonta. Implica, además, que en América del Sur tuvieron lugar dos radiaciones originadas en dos conjuntos diferentes de metaterios de origen norteamericano (véase también Case et al., 2005). Esta conclusión es sustentada también por los análisis de similitud faunística de Tiupampa. Gelfo et al. (2009) encuentran que la fauna de Tiupampa es más similar a las faunas norteamericanas de la NALMA Puerquense que a cualquier otra fauna de mamíferos

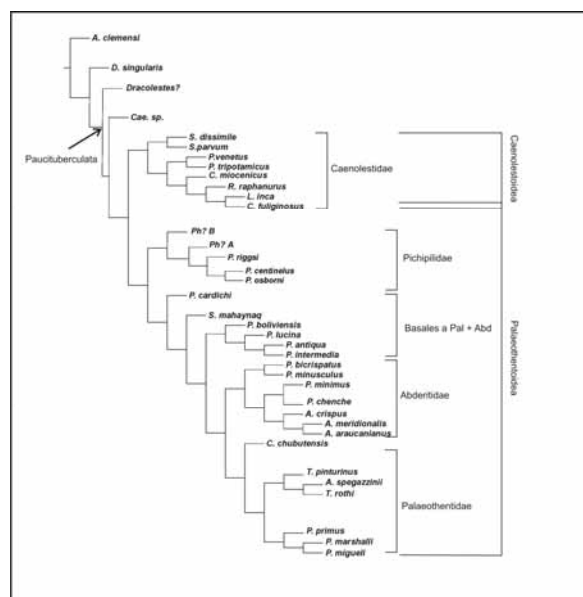
Las relaciones intragrupales de los Sparassodonta quedan explicitadas en la Figura 4.3. El orden está constituido por cinco de las seis familias reconocidas por Marshall et al. (1980). Los Stagodontidae quedan fuera del orden Sparassodonta el cual pasa a estar constituido por las familias Hondadelphyidae, Hathliacynidae, Borhyaenidae, Proborhyaenidae y Thylacosmilidae (Forasiepi, 2009). Todos estos grupos derivan de un ancestro común similar a *Patene*, el cual se halla en la base de la radiación de los Sparassodonta. Algunos taxones quedan con afinidades familiares inciertas, como es el caso de *Pharsophorus* que se resuelve como un Borhyaenoidea basal y otra serie de taxones cuyas afinidades con cualquiera de las familias reconocidas no pueden establecerse (Forasiepi, 2009: p. 106).



## Paucituberculata

El concepto de Paucituberculata ha cambiado notablemente desde su primera concepción por parte de Ameghino (1897) hasta la actualidad (véase Abello, 2007). Se los ha agrupado con los Polydolopidae dentro de los Caenolestoida (Simpson, 1928, 1939, 1944, Paula Couto, 1952); con los Simpsonitheria (Szalay, 1994), con los Argyrolagidae (Sánchez-Villagra, 2001); con los polidolopoideos más los argirolagoideos (Marshall, 1987; Marshall *et al.* 1990; Aplin y Archer, 1987) y finalmente con los “Ameridelphia” basales (Goin *et al.* 2009). Una de las hipótesis de relación más discutidas fue la de Kirsch *et al.* (1997; véase también Ride, 1964) que los consideraba “pseudodiprodontes” junto con los Polydolopimorphia. Este punto de vista ha sido rechazado recientemente por Goin *et al.* (2009) quienes demuestran que ambos grupos constituyen dos radiaciones separadas cuyos ancestros más próximos tienen distintos orígenes. En el caso de los Paucituberculata, están más relacionados a los

“Ameridelphia” de Tiupampa e Itaboraí que a los Polydolopimorphia, los cuales habrían derivado de los Microbiotheria (Australidelphia). Aunque las morfologías molares son muy similares en ambos grupos, Goin (2003) ya había sugerido algunas diferencias radicales entre ambos patrones molares. Estas diferencias se vieron reforzadas con la descripción de nuevos materiales (Goin y Candela, 1997, 2004; Goin et al., 2010) que posibilitaron llevar a cabo los análisis filogenéticos más recientes (Abello, 2007 y Goin et al., 2009). Aunque la revisión de Marshall (1980) tuvo una notable importancia en la clarificación de las relaciones intragrupal de los Paucituberculata, con posterioridad a ese trabajo se incrementaron notablemente las colecciones de paucituberculados (por ejemplo, a partir de los importantes hallazgos reportados por Bown y Fleagle, 1993), lo que dio lugar a una serie de trabajos en los que se estudiaron las relaciones de similitud y filogenia de algunos miembros del orden Paucituberculata (véase, e.g., Ortiz-Jaureguizar, 1997; 2003). La más reciente y comprehensiva revisión del grupo fue llevada a cabo por Abello (2007) quien incorpora todas las colecciones conocidas de paucituberculados, incluyendo los hallazgos realizados por Marshall (1990), Flynn et al. (2002), Dumont y Bown (1997), Goin et al. (2003), Goin y Candela (2004) y Goin et al. (2009, 2010). Los resultados de esta revisión se ejemplifican con el cladograma de la Figura 4.4. Se reconocen dos agrupamientos de rango suprafamiliar: por un lado los Caenolestoidae, constituidos por la familia Caenolestidae; por el otro, los Palaeothentoidea, representados por las familias Pichipilidae, Abderitidae y Paleothentidae más un grupo de taxones basales al clado Abderitidae + Palaeothentidae (Abello, 2007). Esta última hipótesis filogenética es la seguida en este trabajo de tesis (véase la Figura 4.4).



**Figura 4.4.** Relaciones filogenéticas de los Paucituberculata (modificado de Abello, 2007).

### Microbiotheria

Dando por sentada la pertenencia de *Dromiciops* a los Australidelphia (véase más arriba), la evidencia sugiere que los Microbiotheria son el grupo ancestral del cual derivan los marsupiales australianos. Esta hipótesis supone una dispersión desde América del Sur vía Antártida que ha sido corroborada por el

hallazgo de microbioterios en la Isla Seymour (Goin y Carlini, 1995; Goin et al., 1999; Goin et al., 2007). Goin et al. (1999) sugirieron que el arribo a tierras australianas de los marsupiales provenientes de la Antártida debió haber ocurrido hacia el Cretácico más tardío, probablemente durante el Maastrichtiano. Los Microbiotheria se conocen en América del Sur desde la SALMA Tiupampense (véase Muizon, 1991) y tradicionalmente incluían una única familia: Microbiotheriidae (véase, e.g., Marshall, 1982a). En ella se incluyen actualmente los géneros *Microbiotherium*, *Khasia*, *Pachybiotherium*, *Eomicrobiotherium*, *Dromiciops*, *Clenia*, *Mirandatherium*, *Marambiotherium* (véase Marshall, 1982a; Muizon, 1991; Goin y Carlini, 1995; Goin et al., 1999). Recientemente se dio a conocer un nuevo taxón de Microbiotheria, *Woodburnodon casei* (Goin et al. 2007) proveniente de la Antártida. *Woodburnodon* es tan generalizado en relación a los Microbiotheriidae que Goin et al. (2007) lo consideraron representativo de una familia distinta de Microbiotheria: los Woodburnodontidae (Goin et al. 2007). [A esta familia es posible referir, adicionalmente, un nuevo taxón aún no descrito cuyos restos proceden de niveles del Yacimiento Las Flores (Itaboraiense) de la Patagonia]. La última revisión taxonómica del grupo fue realizada por Marshall (1982) que no incluye gran parte de los taxones descritos con posterioridad. Marshall analizó sólo a la Familia Microbiotheriidae, considerándola compuesta únicamente por *Dromiciops* y *Microbiotherium*; esto es, excluyó de este grupo a los representantes de los géneros *Pachybiotherium* y *Eomicrobiotherium* (Marshall 1981; 1982a). Posteriormente Marshall (1987) y Marshall et al. (1990) agruparon a los Microbiotheriidae con los Pedomyidae norteamericanos, una hipótesis que fue años más tarde rechazada por Case et al. (2005) y por Goin et al. (2007), quienes argumentaron en favor de una mayor afinidad de aquellos con los Peradectidae.

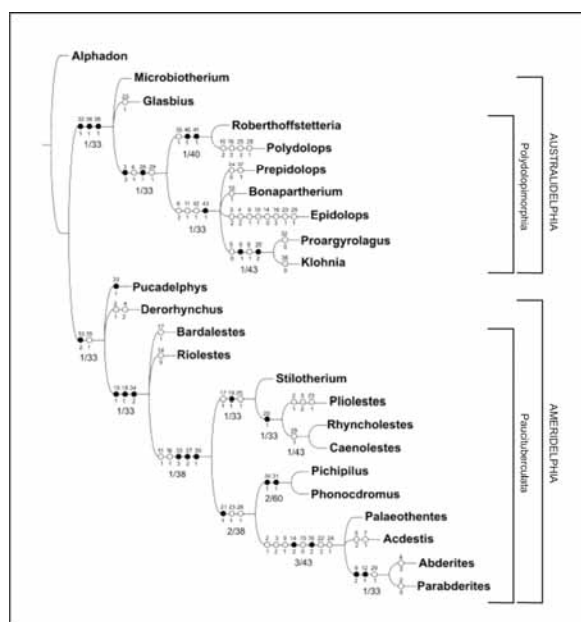
Con respecto a las relaciones de los microbioterios con otros grupos de marsupiales sudamericanos, Goin (2003), Goin y Candela (2004), y Oliveira y Goin (2006) argumentan que los Microbiotheria son el grupo hermano de los Polydolopimorphia. El reciente descubrimiento de *Woodburnodon* ha clarificado esta cuestión, ya que la morfología molar del mismo reúne las condiciones básicas para derivar el patrón molar de los Bonapartheriiformes y Polydolopiformes (Goin et al. 2007). Esta hipótesis de parentesco ha sido testeada recientemente por Goin et al. (2009) y ha encontrado suficiente evidencia empírica para considerar que ambos grupos están estrechamente relacionados (ver Figura 4.5).

#### Polydolopimorphia

El Metatheria más antiguo conocido para América del Sur, *Cocatherium lefipani*, del Paleoceno más temprano de la Fm. Lefipán (Chubut), ha sido referido a los Polydolopimorphia (Goin et al. 2006). Aunque este es un grupo conocido ya desde fines del Siglo XIX a partir de los trabajos precursores de Ameghino (véase Chornogubsky, 2010) y que llama la atención por el aspecto altamente derivado de algunos de sus miembros (e.g. Polydolopidae), las relaciones intragrupales del orden han permanecido controvertidas hasta hace pocos años, cuando recomenzaron los análisis taxonómicos de muchos de sus miembros. Los Polydolopimorphia son interesantes desde varios puntos de vista. En primer lugar, sus

relaciones de afinidad con los Microbiotheria los convierten en uno de los Australidelphia más antiguos conocidos. En segundo lugar, el orden experimentó una de las radiaciones adaptativas más conspicuas de todos los Metatheria sudamericanos. Se diversificaron tempranamente en dos clados mayores: Polydolopiformes y Bonapartheriiformes (véase la Tabla 4.1). Los primeros incluyen a formas basales como *Cocatherium* y *Roberthoffstetteria* y a los representantes de la familia Polydolopidae; por su parte, los segundos incluyen dos superfamilias: los Bonapartherioidea y los Argyrolagoidea. En conjunto, los Polydolopimorphia representan uno de los grupos más exitosos de metaterios sudamericanos (Goin et al., en prensa) que lograron superar la gran extinción del límite Eoceno-Oligoceno, conocida para el Cono Sur sudamericano como el evento “Bisagra Patagónica” (Goin et al., 2010). Aunque en la actualidad se considera que los Polydolopimorphia se hallan en la base de la radiación de los Australidelphia (Goin et al., 2009), originalmente fueron considerados por Ameghino, conjuntamente con los Paucituberculata, como parte de los Multituberculata. Szalay (1994) los incluyó dentro de los Ameridelphia en el suborden Sudameridelphia, conjuntamente con los Paucituberculata y los Ameridelphia basales de Tiupampa e Itaboraí. Uno de los hallazgos que más contribuyó al esclarecimiento de las afinidades de los Polydolopimorphia como así también a la comprensión del patrón molar de los Polydolopiformes fue el de la especie *Roberthoffstetteria nationalgeographica*, del Paleoceno temprano (Edad Tiupampense) de Bolivia (Muizon, 1991). Aunque originalmente este taxón fue considerado un Peradectidae, Goin et al. (2003) lo reinterpretaron como un Polydolopimorphia basal más asociado a los Polydolopidae que a cualquier otro miembro del orden. De hecho, el patrón cuspidal de *Roberthoffstetteria* anticipa al de los Polydolopidae y ambos pueden derivarse de un ancestro común similar al de *Glasbius* (Goin et al. 2003), un polydolopimorphia basal (Case et al., 2005). Con respecto a la radiación de los Bonapartheriiformes, la descripción de *Rosendolops* (Goin y Candela, 1996) y posteriormente la de los taxones de la asociación de Santa Rosa en Perú (Goin y Candela, 2004) permitieron establecer las sinapomorfías básicas que conducen al patrón molar de los Bonapartheriiformes partiendo de un ancestro común con los Polydolopiformes y similar al de *Glasbius*. La descripción de los Bonapartherioidea y Argyrolagoidea basales de las asociaciones de La Cancha y La Cantera han permitido esclarecer la secuencia de transformaciones que dieron lugar al patrón molar altamente derivado de los Argyrolagoidea (Goin et al. 2010).



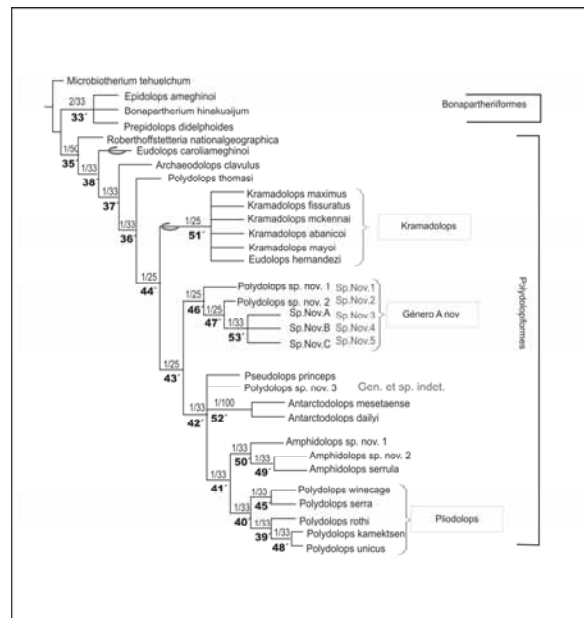


**Figura 4.5.** Cladograma que muestra la inexistencia de los “pseudodiprotodontes” como grupo natural (modificado de Goin et al. 2003).

Aun no se ha llevado a cabo un análisis filogenético comprehensivo del orden Polydolopimorphia que permita resolver con claridad las afinidades entre las distintas familias y géneros. El avance más significativo en este sentido es el de Goin et al. (2009) en el que se argumenta que los pseudodiprotodontes no son un grupo natural (véase la Figura 4.5). En este trabajo se establece también la relación de ancestralidad entre los Microbiotheria y los Polydolopimorphia y, consecuentemente, la pertenencia de ambos a los Australidelphia. Por otro lado, el árbol de consenso estricto obtenido por estos autores muestra la conformación de dos grandes grupos naturales:

*Roberthoffstetteria* más *Polydolops*, por una lado, y los *Argyrolagoidea* más los *Bonaparteriioidea* por el otro.

Chornogubsky (2010) llevó a cabo la revisión de la familia Polydolopidae, la que había sido previamente revisada por Marshall (1982 a). En ese análisis incorporó las especies de la Antártida (Woodburne y Zinsmeister, 1984; Chornogubsky et al., 2009), las del Yacimiento Las Flores, las de Paso del Sapo (Tejedor et al., 2009) y las de La Cancha y La Cantera (Goin et al. 2010). En ese trabajo se reconocen nueve géneros dentro de la familia Polydolopidae y se sustenta la existencia de los dos agrupamientos mayores (subórdenes Bonaparteriiformes y Polydolopiformes) dentro del orden Polydolopimorphia (Figura 4.6).



**Figura 4.6.** Relaciones filogenéticas de los Polydolopidae (modificado de Chornogubsky, 2010).

## **CAPÍTULO 5- CONTEXTOS GEOLÓGICO, PALEOGEOGRÁFICO Y PALEOAMBIENTAL**

### **GEOLOGÍA DE AMÉRICA DEL SUR DURANTE EL PALEÓGENO**

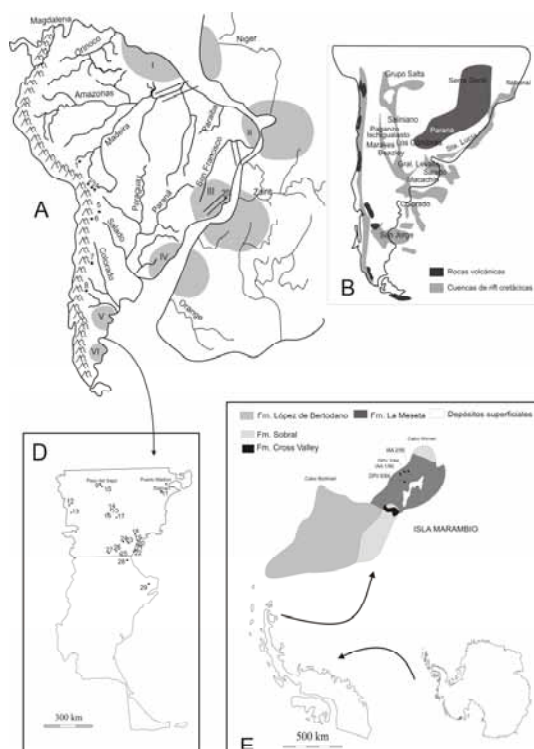
La historia cenozoica del continente sudamericano, que en términos geológicos constituye la Placa Sudamericana, es una historia de prolongados aislamientos, de relativamente breves conexiones con otras masas continentales, de eventos diastróficos y de eventos talasocráticos de gran magnitud.

En una versión simplificada (véase Yrigoyen, 1999) el territorio sudamericano continental puede considerarse compuesto por tres elementos estructurales primordiales: la Plataforma Sudamericana, la Plataforma Patagónica y el arco cordillerano andino. [Sin embargo, tal como lo señalan Yrigoyen (1999) y Benedetto (2010), entre otros, esta simplificada caracterización esconde un complejo mosaico de fragmentos corticales acrecionados durante el Arqueano, el Proterozoico y el Paleozoico]. Las provincias estructurales de la Plataforma Sudamericana se clasifican de acuerdo a su origen cratónico, a las orogénias asociadas y las cuencas sedimentarias que las conforman. Los cratones son porciones sumamente estables de la corteza que durante los ciclos orogénicos se comportan como bloques rígidos. En la Plataforma Sudamericana se han identificado los siguientes cratones: Amazónico, de San Francisco, de San Luis, del Río de La Plata y Pampeano. En la Plataforma Patagónica se han identificado los cratones (o nesocratones) de Somuncurá (o Norpatagónico) y el del Deseado. Los eventos más importantes que han controlado la evolución de las cuencas sedimentarias de las plataformas Brasileña y Patagónica desde el Cretácico son la apertura del Océano Atlántico (al este) y la orogénia Andina (al oeste). Ambos eventos configuraron un marco regional que caracteriza las grandes asociaciones de cuencas sedimentarias del continente sudamericano. En líneas generales, las cuencas que contienen metaterios paleógenos se pueden agrupar en tres grandes regiones, Noroeste, Noreste y Patagonia + Antártida. En el Noroeste las cuencas sedimentarias más importantes son a grandes rasgos de origen extensional (cuencas de *rift*) y compresional (cuencas de antepaís y relacionadas con el arco). Las primeras son el resultado de la transmisión de esfuerzos extensionales relacionados con la apertura del Océano Atlántico que activaron zonas de debilidad pre-existentes. Las segundas son el resultado de los esfuerzos compresivos asociados a la orogénia andina. Estas cuencas se extienden a lo largo de la faja retroorógena subandina desde Venezuela hasta el Noroeste argentino y se prolongan hacia el este hasta el Chaco paraguayo (Yrigoyen, 1999). El relleno Cretácico-Terciario de estas cuencas es preferentemente continental, siendo sólo interrumpido por la transgresión del Maastrichtiano-Daniano que dejó depósitos marinos epicontinentales en vastas porciones de estas cuencas.

En el sector Noreste, las cuencas sedimentarias son de origen netamente extensional asociadas al proceso de rifting activo que condujo a la apertura del Atlántico. Este proceso de rifting estuvo acompañado por el formidable episodio volcánico de Serra Geral, de alcance continental, que se mantuvo activo desde los 150 Ma (Jurásico Superior) hasta los 117 Ma (Cretácico Inferior). Las efusiones basálticas de este complejo volcánico contribuyeron al relleno sedimentario de las cuencas a

En el contexto de la Plataforma Patagónica, los sistemas de rift originados por la apertura del Atlántico Sur estuvieron caracterizados por la presencia de dos megadomos que corresponden a los cratones de Somuncurá y de Deseado (Fig. 5.1). Estos megadomos fueron la consecuencia del ascenso de plumas mantélicas a lo largo del margen divergente.

La apertura del Océano Atlántico reactivó la subducción a lo largo del margen pacífico incrementando la convergencia entre la Placa de Nazca y la Placa Sudamericana. Esto tuvo consecuencias directas sobre el régimen tectónico continental ya que hasta el Cretácico Inferior, el ritmo de convergencia fue lento y por lo tanto predominó el régimen de esfuerzo extensional a lo largo del margen convergente. Al separarse por completo América del Sur y África, el aumento en la deriva continental produjo un incremento en la velocidad de colisión de las placas Pacífica y Sudamericana, lo que generó un cambio en el régimen tectónico pasando a ser netamente compresional (Yrigoyen, 1999). A comienzos del Cretácico tardío (100 Ma.) se inició la deformación y plegamiento de la cordillera que condicionó la evolución Cenozoica de las cuencas sedimentarias de la Placa Sudamericana.



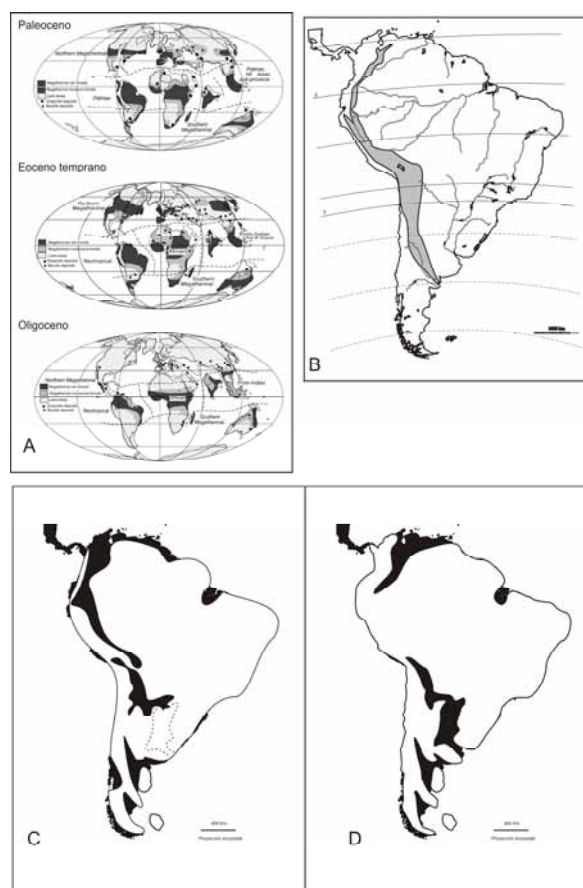
**Figura 5.1.** A. Mapa de de América del Sur durante el Cretácico mostrando los domos asociados al rifting del Atlántico Sur (I-VI ver texto) y los sistemas hidrográficos más importantes del continente. B. Distribución de las principales cuencas de rift cretácicas. C. Mapa de localidades patagónicas. D. mapa de localidades de la Isla Marambio (Antártida) con las principales formaciones asociadas a la cuenca de James Ross. 1-Laguna Umayo, 2-Salla Luribay, 3- Pajcha Pata, 4- Tiupampa, 5- Pampa Grande, 6- Antofagasta de la Sierra, 7- Divisadero Largo, 8- Tinguiririca, 9- Laguna Fría, 10- La Barda, 11- Pan de Azúcar, 12- Valle Cachapoal, 13- Termas del Flaco, 14-

*Laguna de la Bombilla, 15- Cerro Conhué, 16- Gran Hondonada, 17- Tapera de López, 18- Cabeza Blanca 19- Cerro Redondo, 20- Lomas Blancas, 21- Bajo de la Palangana, 22- Bahía Solano, 23- Cañadón Hondo, 24- Cañadón Vaca, 25- Barranca sur del Valle Hermoso, 26- Gran Barranca, 27- Cañadón Blanco, 28- Pico Truncado 29- La Flecha, 30- São José de Itaboraí. Mapas modificados de: A. Ribeiro et al., (2006); B. Benedetto (2010); E. Chornogubsky et al., (2009).*

El Paleógeno es un período de relativa calma en la orogénesis andina, la cual comienza a hacerse más intensa hacia el Neógeno. Desde el punto de vista paleogeográfico, durante el lapso Cretácico tardío-Paleoceno temprano se produjo una conexión entre América del Norte y América del Sur (más probablemente, a partir de la denominada Cadena de Aves, sobre el borde oriental de la Placa Caribe; Case et al., 2005 y bibliografía citada), lo que dio origen a una gran dispersión de mamíferos entre ambos continentes. Este intercambio se vio interrumpido por el establecimiento de un amplio mar entre ambas masas continentales, el que conectaba los océanos Pacífico y Atlántico (Fig. 5.2.A). En América del Sur se producía, para ese lapso temporal, el establecimiento de un mar de naturaleza epicontinental que inundaba gran parte del continente dividiendo el continente en una región al noreste y una región al sureste (Pascual et al., 1996). Este amplio mar, representativo de la transgresión del Maastrichtiano-Daniana (Fig. 6.2-D) fue el responsable de la depositación de, entre otros, los enormes paquetes sedimentarios de la Formación Salamanca en Patagonia y de la Formación Yacoraite en el Noroeste Argentino. Las vías de ingreso del mar durante este lapso en las cuencas del noroeste se han discutido en los últimos años debido al rejuvenecimiento de la edad propuesta para algunas formaciones portadoras de fósiles marinos presumiblemente cretácicos en la cuenca Chaco-parananense (Marquillas et al. 2011). Las dos vías alternativas se pueden resumir en dos esquemas diferentes (Fig. 5.2 C-D). El primero y más reciente (Fig. 5.2 C) establece que la vía de ingreso de las aguas marinas en las cuencas del noroeste procedió desde el norte por las tierras bajas de la región andina cuya cordillera no alcanzó el 25% de su altura actual hasta entrado el Eoceno (ver Campbell, 2004). El segundo y más tradicional, que considera que la vía de ingreso hacia el noroeste fue por la cuenca Chaco-Paranaense (Fig. 5.2 D) que ha producido algunas localidades con fósiles marinos maastrichtianos. Sin embargo, la asignación de una edad Oligoceno tardío para la Fm. Mariano Boedo, sobre la base de estudios micropaleontológicos, pone en dudas la correlación de esta unidad con el techo del Subgrupo Balbuena (Cretácico-Terciario); por lo tanto, sugiere que los ambientes marinos de plataforma somera representados por esta unidad corresponderían a la transición Paleógeno-Terciario (Marengo, 2006).

La configuración geográfica del Cono Sur de América del Sur, particularmente el suroeste, durante lapso Cretácico-Terciario era de una serie de numerosos y pequeños territorios insulares rodeados por el amplio y somero mar “Salamanquense” (Pascual et al., 1996). Estas masivas transgresiones fueron posibles debido a la relativa inactividad en el magmatismo andino que no generó mayores relieves sino hasta entrado el Neógeno. A comienzos del Paleoceno, Patagonia se hallaba conectada con Antártida, la cual, a su vez, se hallaba unida con Australia (Fig. 5.2A). Hacia fines del Paleoceno se produce un rápido incremento en las temperaturas globales como consecuencia de la inyección de 2000 gigatoneadas de carbono a la interfase atmósfera-océano en un período inferior a

10.000 años (Zachos et al., 2008). Los eventos volcánicos asociados al “rifting” del Atlántico Norte habrían emitido una cantidad suficiente de gases con efecto invernadero que provocaron una reorganización de la circulación oceánica profunda, con la consecuente disolución de los hidratos de metano del lecho oceánico, los que en última instancia provocaron la rápida y cuantiosa inyección de carbono en los océanos (Cope y Winguth, 2011). El Eoceno en América del Sur está caracterizado por un nivel eustático elevado y la misma configuración paleogeográfica que el Paleoceno (Pascual et al., 1996). Este período es el que muestra las mayores temperaturas del Cenozoico y es conocido como el Máximo Térmico del Eoceno Temprano y responde a los mismos factores que produjeron el calentamiento del Paleoceno tardío (Cope y Winguth, 2011; Zachos et al., 2008). En el Eoceno tardío se produce un incremento en la actividad tectónica sudamericana (Fase Inca de la orogenia andina) debido al incremento en la velocidad de subducción que genera un levantamiento en la cordillera central. Este fenómeno se correlaciona con una retracción de las aguas que continuará con algunas interrupciones durante todo el Cenozoico (Haq et al., 1987). La Corriente Circumpolar Antártica (CCA) se establece para este tiempo como consecuencia de la apertura del Pasaje de Drake y el Mar de Tasmania (Lagabriele et al. 2009). El emplazamiento de la CCA produce el enfriamiento de las aguas oceánicas y comienzan a registrarse las primeras capas de hielo en el este antártico. Este evento fue de crucial importancia en la determinación de las condiciones climáticas a nivel global. El inicio del Oligoceno está marcado por el evento Oi1 (Zachos et al. 2001) en el que se establecen capas de hielo efímeras. El comienzo de las glaciaciones está correlacionado con la disminución eustática global (Haq et al. 1987). Hacia la transición Paleógeno-Neógeno se produce el segundo evento glacial de importancia (Mi1).



**Figura 5.2.** A: Distribución paleogeográfica de los continentes para el lapso Cretácico Superior-Oligoceno Superior con la distribución de los bosques megatermales lluviosos (gris oscuro) y monzónicos (gris claro) (tomados de Morley, 2007). B. Mapa de América del Sur mostrando la extensión de la Zona de Transición del esquema biogeográfico de Morrone (2004). C-D: Transgresión marina del Maastrichtiano-Daniano. En negro se observan la zonas inundadas según Marquillas et al. 2011 (C) y según Ortiz Jaureguizar y Cladera, 2006(D).

## EVENTOS TÉRMICOS DEL PALEÓGENO

El cálculo más común de paleo temperaturas se realiza mediante un método de fraccionamiento isotópico de un elemento químico particular. Esta metodología está basada en una propiedad natural de la mayoría de los elementos de existir en más de una especie isotópica. La proporción de isótopos de un mismo elemento presente en un compuesto natural depende linealmente de la temperatura. En el agua, la proporción de  $O^{18}/O^{16}$  disminuye a medida que las temperaturas de la misma aumentan, es decir que en aguas más frías se espera hallar un contenido mayor del isótopo pesado de Oxígeno. Al cálculo de temperaturas por este medio se lo conoce por “termómetro isotópico” y fue originalmente creado por Urey (1947), quien descubrió que esta relación podía aplicarse a las conchas de foraminíferos fósiles para conocer la temperatura del agua en el que las mismas se habían depositado. El método continúa usándose actualmente y, mediante técnicas de espectrometría de masas, se pueden calcular temperaturas con un rango de precisión de  $1^{\circ}C$ . Recientemente, se ha dado a conocer un nuevo termómetro isotópico (Eagle et al. 2010) basado en la proporción isótopos agrupados de Carbono y Oxígeno (“clumped isotopes”) en las apatitas biológicas. Este método permite predecir no sólo las temperaturas del medio

sino también las temperaturas corporales de vertebrados fósiles y es independiente de la composición química del medio de depositación –que es una de las fuentes de error en los métodos isotópicos clásicos. Un método alternativo de estimación de paleotemperaturas es el análisis de la fisionomía foliar de plantas fósiles (veáse más abajo), pero su uso es mucho más restringido debido a la escases de sitios con alto potencial de preservación que preserven tafofloras aptas para dicho análisis.

La curva más conocida de las temperaturas globales para el Cenozoico es aquella publicada originalmente por Zachos et al. (2001) (Fig. 5.3). Esta curva ajusta las temperaturas oceánicas para los últimos 65 Ma., calculadas independientemente a partir de isótopos estables de Oxígeno y Carbono. Los autores analizaron las variaciones en las temperaturas globales y las relacionaron con los mayores eventos tectónicos y orbitales ocurridos en el planeta. Para el lapso de 40 Ma abarcado por el Paleógeno se reconocen cinco mayores eventos térmicos: (1) el Máximo Térmico del Paleoceno Tardío (LPTM); (2) el Óptimo Climático del Eoceno Temprano (EECO); (3) el óptimo climático del Eoceno Medio (MECO); (4) el evento glacial Oi1 y (5) el evento glacial Mi1. Los eventos 1 y 2 se han identificado como parte de un mismo proceso y se los ha denominado Máximo Térmico del Paleoceno-Eoceno (PETM).

El PETM involucra un rápido calentamiento de las aguas profundas en un rango de entre 4 y 8°C en aproximadamente 10.000 años (Zachos et al. 2001). Este dramático incremento de las temperaturas se debe probablemente a una inyección masiva de Carbono enriquecido ( $C^{12}$ ) en el sistema atmósfera-oceános. El  $C^{12}$  es la especie isotópica más abundante en los compuestos orgánicos y esto sugiere que la fuente de esta enorme cantidad de carbono provino de reservorios de metano localizados en el lecho oceánico (Dickens et al., 1995; Dickens, 2000) y de la fuerte actividad volcánica (Rea et al., 1990). Como se señala más arriba, la elevada concentración de  $CO_2$  atmosférico altera el ciclo del carbono por acidificación de los océanos, provocando una disolución de los carbonatos del lecho oceánico por elevación de la lisoclina (profundidad a la cual la disolución de carbonatos iguala la precipitación de los mismos) y elevando la salinidad de las aguas. Para este lapso se verifican fenómenos de reversión de las corrientes oceánicas profundas, recalentamiento de las aguas y la elevación del nivel mar. A nivel continental se registraron aumentos notorios de las temperaturas, precipitaciones y humedad ambiental (Zachos et al. 2001). El evento EECO representa un incremento aislado de las temperaturas oceánicas en un contexto general de enfriamiento que involucra a todo el Eoceno (Bohaty y Zachos, 2011). Este evento está asociado probablemente a un incremento transitorio en las concentraciones de  $CO_2$  (Bijl et al., 2010; Pearson, 2010; Spofforth et al., 2010; Bohaty y Zachos, 2011).



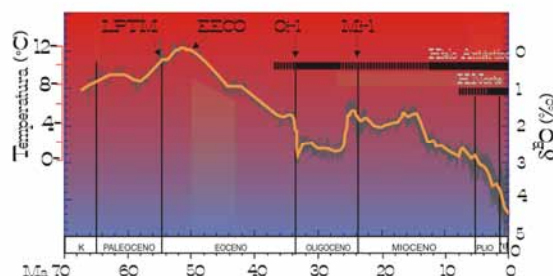


Figura 5.3 Temperaturas globales para el Cenozoico (modificado de Zachos et al. 2001).

El evento Oi1 hace referencia a la brusca caída de las temperaturas de las aguas oceánicas profundas (por debajo de los 3°C) y del nivel eustático ocurridos hacia el límite Eoceno-Oligoceno, eventos que coinciden con los inicios de la glaciación antártica (Antártida Oriental). Se han propuesto dos fenómenos causales para explicar este evento: (1) la apertura de Pasaje de Drake (Lagabriele et al., 2009) y el ensanchamiento de la vía oceánica entre Australia y Antártida (Australia-Antarctic Seaway) por subsidencia del Mar de Tasmania (Mallinson et al., 2003), habrían determinado el establecimiento de la CCA e impulsado la depositación de hielo en ese continente. El aislamiento definitivo de la Antártida habría dado a lugar a una reorganización de las corrientes oceánicas. Las aguas cálidas que hasta ese momento bañaban las costas de la Antártida se vieron impedidas de llegar hasta tan altas latitudes y la Antártida quedó circundada por una corriente fría que disparó el proceso de congelamiento de sus tierras emergidas. Algunos autores sugieren que, adicionalmente al factor tectónico, los ciclos de precesión y excentricidad de la órbita terrestre contribuyeron a los inicios del período glacial en la Antártida (Zachos et al., 2001; Mallinson et al., 2003; Palike et al., 2006). Al igual que para el evento glacial Mi1, un período prolongado de baja excentricidad habría provocado veranos muy fríos que se prolongaron en el tiempo y propiciaron el congelamiento de la masa continental emergida. (2) Una segunda explicación sugiere que la alteración en ciclo global del carbono habría tenido como consecuencia directa una des-acidificación oceánica de gran magnitud (Merico et al., 2008) provocando una profundización de la línea de compensación de calcita y por lo tanto un aumento en la precipitación de carbonatos. El descenso del nivel eustático expuso amplias superficies carbonáticas antes sumergidas a la acción meteórica generando así un aumento en la concentración de carbonatos disueltos en el océano, esto a su vez aumentó la alcalinidad de las aguas incrementando la profundidad de la línea de compensación de calcita. En pocas palabras, el descenso del nivel del mar generó una disminución de la lisoclina de alrededor de 1 km con respecto al nivel precedente. Esto, a su vez, produjo una mayor precipitación de carbonatos enriqueciendo los lechos oceánicos con abundantes calcitas. Básicamente, hacia el límite Eoceno-Oligoceno se habría activado un mecanismo secuestrador de carbono que provocó una brusca caída en los niveles de CO<sub>2</sub> atmosféricos (Merico et al. 2008).

El evento Mi1 se refiere a una caída en las temperaturas de los océanos acompañadas por una serie de breves pero intermitentes episodios glaciales en Antártica (Zachos et al. 2001). Varios factores convergen como elementos causales de este evento: (1) Tectónicos: la apertura profunda del Pasaje del

Drake y el cierre del Mar de Thetys. La culminación de la apertura del Pasaje de Drake habría permitido la circulación de aguas profundas, enfriando la CCA y consecuentemente propiciando la formación de hielo en los márgenes continentales. El cierre progresivo del Mar de Thetys habría modificado los sitios de formación de aguas profundas y del componente termohalino de la circulación meridional, el transporte oceánico de calor y las corrientes oceánicas profundas (Wilson et al., 2009). (2) Geoquímicos. La disminución de las concentraciones atmosféricas de CO<sub>2</sub> como resultado de un cambio en el pH oceánico habría propiciado, por los mismos mecanismos que en el evento Oi1, la formación de hielo antártico. (3) Orbitales. La combinación de un período de alta excentricidad con mínimas insolaciones en el Afelio o un período de baja excentricidad con mínima insolación en el Perihelio pudieron haber provocado veranos muy fríos en los cuales la radiación fue mínima e insuficiente para derretir los hielos (Zachos et al., 2001; Wilson et al., 2009).

## LAS PALEOPRECIPITACIONES Y TEMPERATURAS CONTINENTALES DURANTE EL PALEÓGENO

El estudio de las precipitaciones en el pasado geológico se lleva a cabo mediante el análisis de la morfología foliar de las plantas fósiles. El análisis de la fisionomía foliar está basado en una correlación existente entre caracteres morfológicos y variables climáticas en plantas actuales. Existe una relación directa entre el tamaño de las hojas y las precipitaciones medias anuales (PMA). Adicionalmente, el porcentaje de hojas con margen entero está en relación directa con las temperaturas medias anuales (TMA). Hinojosa (2005) analizó una serie de 15 tafofloras cenozoicas de Chile y Argentina para estudiar los patrones climáticos durante el Cenozoico. Este autor obtuvo curvas de precipitaciones medias anuales y de precipitaciones medias durante la estación de crecimiento (PMC) cuyos máximos y mínimos coinciden con los mayores eventos climáticos del Paleógeno documentados desde otras fuentes. Hacia el límite Paleoceno-Eoceno se observa un máximo en las PMA que coincide con los eventos LPTM y EECO de Zachos et al. (2001). De manera similar, hacia el límite Eoceno-Oligoceno se observa una brusca caída de las PMA que anticipa las fases iniciales de la aridización en Patagonia. Los valores de PMA y TMA del modelo de Hinojosa (2005) han demostrado ser consistentes con otras estimaciones basadas tafofloras particulares (Wilf et al., 2003, 2005) y con las inferidas a partir del estudio de los paleosuelos (Bellosi y González, 2010).

## EVOLUCIÓN PALEOFLORÍSTICA DURANTE EL PALEÓGENO

En el contexto climático antes detallado se produjo en América del Sur una brusca transformación ambiental caracterizada por la retracción hacia las latitudes medias y bajas de los biomas arquetípicos selváticos (Burnham y Johnson, 2004), ampliamente distribuidos en el continente durante el Cretácico Tardío (Morley, 2007) (Fig. 5.2 A). En las latitudes altas se fueron estableciendo, progresivamente, ambientes de praderas con los bosques restringidos al margen occidental. Esta transformación ambiental

está representada en el registro fósil por las sucesivas taofloras que atestiguan la evolución paleoflorística del Cenozoico sudamericano, particularmente en el cono sur. Este registro fue extensamente estudiado por Romero (1978, 1979, 1986) quien encontró tres asociaciones de taofloras que corresponden a tres unidades paleofitogeográficas bien definidas: Paleoflora Neotropical, Paleoflora Antártica y Paleoflora Mixta.

La Paleoflora Neotropical está compuesta exclusivamente por taxones de la Región Neotropical de Cabrera (1976). Está caracterizada por elementos megatermales, es decir aquellas especies cuyos requerimientos térmicos superan los 24°C, que tipifican los biomas de selvas pluviales. Esta paleoflora habría ocupado la totalidad del continente sudamericano durante el Cretácico Superior y el Paleoceno (Hinojosa y Villagrán, 1997). Hacia el límite Eoceno-Oligoceno su extensión latitudinal estaba limitada al sur por el paralelo de 20°S. Romero (1986) sugiere esta paleoflora es la precursora de los dominios más húmedos de la actual Región Neotropical (Amazonas, Guayana, y Caribe).

La Paleoflora Mixta está compuesta por una mezcla de taxones de clima cálido subtropical (*Anonna*, *Nectandra*, *Ocotea*) y subantártico templado-frío (*Nothofagus*, *Laurelia*, *Lomatia*) (Hinojosa y Villagrán, 1997). Romero (1978, 1986) sugiere que esta asociación observada en un gran número de taofloras desde los 55°S hasta los 30°S aproximadamente, corresponde a los relictos de una unidad fitogeográfica con requerimientos ecológicos específicos. Esta unidad se extendió temporalmente desde el límite Paleoceno-Eoceno hasta el límite Eoceno-Oligoceno. Romero (1986) sugiere que la Paleoflora Mixta es la precursora de los dominios más áridos de la Región Neotropical (Chaqueño y Andino Patagónico). Esta paleoflora evolucionó durante el período más cálido de todo el Cenozoico. Hinojosa y Villagrán (2005) proponen que esta unidad paleofitogeográfica evolucionó en respuesta a un régimen climático caracterizado por temperaturas relativamente cálidas y abundantes precipitaciones distribuidas a lo largo del año. Este escenario climático, de tipo subtropical habría experimentado veranos tropicales en los márgenes orientales del continente e inviernos polares en los occidentales. Estos autores sostienen que este tipo climático sin análogos modernos fue posible por la elevación moderada de la Cordillera de Los Andes durante el Paleógeno.

La Paleoflora Antártica, está compuesta por elementos microtermales (<12°C) de regiones subantárticas templadas y frías (*Nothofagus*, *Laurelia*, *Austrocedrus*), actualmente representada en América del Sur por el Dominio Subantártico. Esta paleoflora representa los biomas de bosques fríos y húmedos, hasta áridos y su elemento más abundante es *Nothofagus*. El origen de esta unidad florística se halla en el Eoceno Medio en las altas latitudes antárticas (Romero, 1986, Fig.3). Hacia el EOB (*Eocene Oligocene Boundary*) la misma se extiende por el margen occidental de Patagonia hasta el paralelo 40°S aproximadamente y habría reemplazado a la Paleoflora Mixta en estas latitudes.

Los principales cambios vegetacionales ocurridos en la Patagonia durante el Terciario fueron resumidos por Barreda y Palazzesi (2007) y Palazzesi y Barreda (2007). Estos autores compilieron datos paleobotánicos y palinológicos para establecer tres escenarios paleoflorísticos mayores para el Paleógeno (Barreda y Palazzesi, 2007): (1) El primer escenario abarca el lapso Paleoceno-Eoceno temprano y está dominado por angiospermas megatermales. Estos elementos tipifican biomas de tipo

selva lluviosa y corresponden a la Paleoflora Neotropical de Romero (1986). (2) El Eoceno medio-Oligoceno temprano está caracterizado por elementos meso- y microtermales que acompañan la progresiva invasión de los bosques de *Nothofagus*. Los elementos megatermales son progresivamente reemplazados por grupos de angiospermas australes (Palazzesi y Barreda, 2007; Fig. 2). (3) Finalmente, el Oligoceno tardío está caracterizado por la aparición de elementos herbáceos y una nueva expansión de elementos meso y megatermales. Se documentan para este lapso bosques de *Nothofagus* en regiones extra-patagónicas.

En las latitudes bajas del continente sudamericano la historia paleoflorística fue relativamente más estable y no se registran al norte del paralelo 20°S indicios de la sucesión florística descrita por Romero (1986) para Patagonia. Aunque durante todo el Terciario prevalecieron en las regiones ecuatoriales floras tropicales, posiblemente más húmedas que las actuales (Menéndez, 1971), los eventos de extinción del Paleoceno-Eoceno y del Eoceno Terminal impactaron también sobre las floras de latitudes medias y bajas. Durante la transición Paleoceno-Eoceno los bosques megatermales de América del Sur experimentaron la extinción de varios taxones paleocenos característicos y se produjo una diversificación explosiva de nuevos taxa (Rull, 1999). Esta diversificación durante el Eoceno temprano fue concomitante con el evento EECO y la riqueza de especies se incrementa de manera paralela a las temperaturas globales (Morley, 2007). La transición Eoceno-Oligoceno con el evento de enfriamiento asociado tuvo como consecuencia la extinción de algunos taxones en las latitudes bajas del globo y un relativo enfriamiento y aridización de los ambientes. Sin embargo estos cambios fueron menos notables en América del Sur en relación al resto del Hemisferio Sur y sólo se registra la extinción de algunos taxones característicos de la paleoflora Neotropical (e.g. *Nypa*) (Morley, 2007).

## CONTEXTO PALEOBIOGEOGRÁFICO

Los metatheria probablemente se originaron en Asia durante el Cretácico temprano y desde allí se radiaron a América del Norte, desde donde se expandieron hacia América del Sur, la Antártida y Australia (Szalay, 1994). En su descripción de *Sinodelphys szalayi*, del Cretácico temprano de China, Luo et al. (2003) sugieren que la divergencia de los Metatheria y Eutheria debió haber ocurrido posiblemente en Laurasia alrededor de los 125 Ma. Posteriormente, grupos de metaterios basales se expandieron en Asia y América del Norte durante el más tardío Cretácico temprano (alrededor de los 120-10 Ma. Vullo et al. (2009) concuerdan con esta hipótesis ya que encuentran marsupialiformes en Europa para el Albiano-Cenomaniano. La evolución posterior de los metatheria involucra una dispersión hacia América del Sur durante el Cretácico tardío, probablemente por una conexión terrestre denominada “Cadena de Aves” (Case et al. 2005) y desde allí hacia Australia vía la Antártida. Si el arribo de los metaterios en América del Sur fue un evento del Cretácico tardío, entonces es de esperar que las especies del Paleoceno más temprano tengan rasgos generalizados. Esto no ocurre con la especie más antigua de metaterio de América del Sur, *Cocatherium lefipanum*, un probable Polydolopimorphia exhumado en niveles cuspidales de la Formación Lefipán (Chubut, Argentina), poco metros por encima

del límite Cretácico-Terciario (Goin et al. 2006). Este taxón presenta caracteres derivados que sugieren una historia Mesozoica previa para este linaje. Varios de los linajes que evolucionaron en América del Sur durante el Cenozoico, estaban ya diferenciados en América del Norte durante el Cretácico tardío (Case et al. 2005). Los Polydolopimorphia están representados por los Hatcheriiformes y Polydolopiformes y los Ameridelphia basales por los Herpetotheriidae. Forasiepi (2006) sugiere que los metaterios de Tiupampa y el clado de los Sprassodonta más los marsupiales vivientes evolucionaron a partir de dos conjuntos diferentes de metaterios norteamericanos. Este primer intercambio de especies entre América del Norte y América del Sur a través de la Cadena de Aves (Aves Ridge) en el borde oriental de la Placa Caribe, ha sido denominada por Goin et al. (en prensa b) como el Primer Intercambio Biótico Americano (siendo PIBA su acrónimo castellano y FABI el inglés). El mismo habría constituido uno de los eventos de dispersión más importantes durante la Fase Sudamericana Temprana de la evolución de los mamíferos sudamericanos (Goin et al., en prensa b).

La separación de los “Ameridelphia” y Australidelphia y la posterior dispersión de estos últimos hacia Australia es una cuestión también controvertida. La vieja idea de una colonización de Australia a través de Europa ha sido dejada de lado debido a la creciente evidencia de australidelfios basales en la Antártida (Woodburne y Zinsmeister, 1982; 1984; Goin y Carlini, 1995; Woodburne y Case, 1996; Goin et al., 1999; Goin et al., 2007; Chornogubsky et al., 2009). La presencia de microbioterios Woodburnodontidae y Microbiotheriidae, estos últimos considerados en la base de la radiación Australidelphia, constituye una fuerte evidencia en favor de un centro sudamericano de dispersión para los Australidelphia. A este hecho debe sumarse la existencia también de polydolopimorfios en la Península Antártica y las probables afinidades entre estos y los Microbiotheria (Goin et al., 2009). Beck (2008) sugiere que la división de los Microbiotheria y los marsupiales australianos tuvo lugar en algún lugar de Gondwana alrededor de los 67.5 Ma. ya que no hay evidencia de australidelfios en América del Norte.

Goin et al. (en prensa b), basándose en los esquemas panbiogeográficos de Morrone (2001 a y b, 2002, 2004), plantearon una naturaleza dual para la evolución biogeográfica de los mamíferos en América del Sur. La existencia de dos áreas biogeográficas bien definidas en el continente sudamericano, la región Neotropical del Reino Holotropical y la Región Andina del Reino Austral, permite explicar las diferencias existentes entre faunas coetáneas de altas latitudes y las de latitudes medias y bajas (Goin et al., en prensa b). Tomando como ejemplo las faunas eocenas del Yacimiento Las Flores en la Patagonia y la de São José de Itaboraí en el sudeste brasileño, las diferencias composicionales entre ambas son dramáticas. Mientras los Polydolopimorphia Polydolopiformes son los marsupiales más diversos y abundantes de Las Flores y de toda la Patagonia y la Península Antártica, en la localidad brasilera no hay un solo registro de los mismos.

Morrone (2006) propuso la existencia de una zona de transición en América del Sur (Fig. 5.2 B) entre los reinos Holotropical y Austral, donde las composiciones bióticas son mixtas, de manera similar a una zona ecotonal. En esta zona de transición se distribuyen la mayoría de las localidades paleógenas extra-patagónicas y también las Neógenas. La fauna de Santa Rosa, en la Amazonia peruana, es un

ejemplo de composición mixta; en ella se registran polidolopimorfios Bonaptheriiformes junto con paucituberculados y herpetotéridos (Goin y Candela, 2006).

Finalmente, un último evento paleógeno de importancia ocurre en la evolución de las faunas mamalianas de América del Sur y constituye el mayor evento biótico de la llamada Fase Sudamericana Tardía (Goin et al., en prensa b). Entre los marsupiales, este evento está caracterizado por la extinción diferencial de distintos miembros del orden Polydolopimorphia, la extinción de los “Ameridelphia” basales y la diversificación de los Sparassodonta y Paucituberculata. Goin et al. (2010) llamaron a este evento “Bisagra Patagónica”; para estos autores, el mismo representa el mayor evento de recambio faunístico, tanto biótico como funcional, del Paleógeno sudamericano. En términos globales, el evento Bisagra Patagónica constituye el equivalente sudamericano del Evento Biótico del Eoceno Terminal en América del Norte (Prothero, 1994) y de la *Grande Coupure* en Europa (véase Collinson y Hooker, 1987; Hooker, 2000). Los dramáticos cambios climáticos acaecidos hacia el límite Eoceno-Oligoceno son probablemente los responsables de este evento de recambio faunístico (véase más arriba y Goin et al. 2010, en prensa b).

## EVOLUCIÓN AMBIENTAL DE LAS CUENCAS SEDIMENTARIAS SUDAMERICANAS PORTADORAS DE METATERIOS

### Cuencas de la Plataforma Sudamericana

#### *Cuenca andina de Bolivia y Perú*

La cuenca andina de Bolivia se desarrolla hacia el este de la Cordillera de los Andes y se trata de un conjunto de cuencas de antepaís que comenzaron a rellenarse durante el Cretácico (Marshall et al., 1997). La secuencia paleocena de la cuenca andina boliviana es portadora de las faunas de mamíferos más antiguas de América del Sur (Muizon 1991; Sigé et al. 2004). La Formación Santa Lucía, que contiene las capas portadoras de mamíferos de edad Tiupampense, es una unidad grano y estratocreciente abruptamente interrumpida en el techo por la aparición de una cuña clástica conglomerádica (Sempere et al., 1997). La porción basal de esta formación está conformada por depósitos finos de ambientes lacustres intercalados con finas capas de tobas blancas a rosadas que en la localidad de Tiupampa (margen de cuenca) consiste en limolitas naranjas a marrones con abundante bioturbación. En la áreas marginales de la cuenca se hallan depósitos de areniscas medias intercaladas en limolitas y paleosuelos que corresponden a un sistema fluvial meandriforme (Gayet et al., 1991); estos depósitos son los portadores de mamíferos. La Fm Santa Lucía se correlaciona con la Fm Mealla del Paleoceno tardío del Grupo Salta, así como la subyacente Fm El Molino (Cretácico tardío-Paleoceno Temprano) se correlaciona con la Fm. Yacoraite en Salta y con la Fm Vilquechico Superior en Perú (Marquillas et al., 2011). Estas unidades que incluyen la transición Cretácico-Paleógeno son litológicamente similares y fueron depositadas probablemente durante un mismo evento transgresivo que habría inundado las tierras bajas de las cuencas andinas y subandinas de Argentina, Bolivia y Perú (transgresión del Maastrichtiano-Daniano) (Marquillas et al., 2011). Los estudios más recientes indican

una conexión de estas cuencas con las cuencas marinas de Ecuador, Colombia y Venezuela, de modo que la inundación de la cuenca del grupo Salta durante el Maastrichtiano-Daniano no procedería del Atlántico Sur sino más bien de las latitudes septentrionales del continente sudamericano (Marquillas et al. 2011).

### *Cuenca del Grupo Salta*

Los sedimentos del Grupo Salta se comenzaron a acumular durante el Cretácico Inferior en el contexto de una cuenca de *rift* que fue originada por la fase Araucana de la orogenia andina (Salfity y Marquillas, 1999). La cuenca se localiza en los Andes Centrales del norte argentino y está limitada al norte por los arcos de Michicola y San Pablo y al Sur por los arcos Pampeano y Transpeampano (Salfity y Marquillas, 1999). El relleno de la cuenca constituyó un episodio continuo cuya etapa de relleno inicial (*synrift*) involucra al grupo Pirgua; por su parte, la etapa de subsidencia térmica o *postrift* involucra a los grupos Balbuena y Santa Bárbara (Marquillas et al., 2011). El grupo Santa Bárbara está constituido por las formaciones Mealla, Maíz Gordo y Lumbrera, de las cuales la primera y la última son portadoras de mamíferos. Dado que el Grupo Santa Bárbara en su conjunto se depositó durante la etapa de subsidencia térmica, los ambientes desarrollados durante el Eoceno en esta cuenca son mayormente lacustres, estando asociados a sistemas fluviales entrelazados y meandriformes con desarrollo de planicies de inundación y paleosuelos (Del Papa, 2006). La Fm Lumbrera es de particular importancia para este estudio ya que ha provisto los metaterios paleógenos más interesantes del Noroeste argentino (Pascual 1981, 1982). Esta unidad se ha dividido en un miembro inferior y uno superior separados por una superficie de discontinuidad que constituye un nivel meteorizado perfectamente identificable en cada uno de los depocentros de la cuenca. Por debajo de este nivel, la Fm Lumbrera muestra un gran desarrollo de ambientes lacustres perennes (la denominada Faja Verde) asociados a ríos permanentes de moderada sinuosidad. Por encima de este nivel meteorizado, los ambientes lacustres están reducidos, son de naturaleza efímera, al igual que los sistemas fluviales y las planicies de inundación son barreales secos con calcretes (Del Papa, 2006). Este nivel meteorizado se ha interpretado recientemente como una sección condensada de paleosuelos que marcan el pasaje desde cuenca de *rift* hacia cuenca de antepaís (Del Papa et al., 2010), evento controlado por el comienzo de la Fase Incaica de la orogenia andina. Esta transición desde un tipo de cuenca con escasa o nula diferencia de altitud entre el centro de cuenca y las artesas, hacia un progresivo incremento altitudinal asociado a la aparición de la faja plegada y corrida, estuvo asociada a un notable cambio climático y ambiental. El progresivo incremento altitudinal de la cordillera generó un efecto “sombra de lluvia” en los sitios ubicados al este de la misma, por lo que los ambientes de la etapa de antepaís fueron mucho más áridos que aquellos de la etapa de *postrift*, caracterizados por un régimen de precipitaciones elevado que propició el desarrollo de un lago de enormes dimensiones como el representado por la Faja Verde (Del Papa et al., 2010). Las evidencias paleoflorísticas reflejan también esta transición climática (Quatrocchio et al., 2000). Los metaterios provienen del miembro inferior de la Fm Lumbrera, el que ha sido referido a la subedad Vaquense (Deraco et al., 2008 y véase también López, 2010). Esto está sustentado por las recientes dataciones del

techo de la Fm Lumbrera Superior que arrojan una edad de 39 Ma. (Marquillas et al. 2011) equivalente al Barranquense de Patagonia.

#### *Cuenca de Itaboraí*

La cuenca de Itaboraí está localizada a 34 km al noreste de la ciudad de Río de Janeiro (Brasil) y es un pequeño hemigraben de 1.5 km de longitud por 0.5 km de ancho. Está localizada en el margen este del sistema continental de rift de Brasil que se extiende a lo largo de 1000 km desde Curitiba hasta Río de Janeiro. La cuenca de Itaboraí registra los estadios iniciales (Paleoceno) de la formación de este sistema de rift como consecuencia de la ruptura final de Gondwana, la apertura del Océano Atlántico y la separación de la Plataforma Sudamericana y África. Durante el Terciario temprano, la subsidencia fue tanto térmica como mecánica debido fundamentalmente al relleno de la cuenca adyacente de Santos (cuenca de offshore) que reactivó zonas de cizalla dentro del basamento precámbrico generando los hemigrabens continentales (Sant Anna et al. 2004). Avila Medeiros y Bergqvist (1999) reconocen tres secuencias depositacionales mayores en la evolución de la cuenca. La secuencia basal (S1) que suprayace al basamento precámbrico es predominantemente carbonática e inorgánica y se interpreta como el producto de flujos gravitacionales dentro de un pequeño lago tectónico somero. Estos carbonatos son más abundantes en el extremo sur de la cuenca, que era tectónicamente activo (Sant Anna et al., 2004). Esta secuencia está compuesta por tres facies: A (travertinos), B (limolitas grises) y C (limolitas oolíticas), de las cuales sólo la B es portadora de mamíferos (Medeiros y Bergqvist, 1999). La segunda secuencia (S2) corresponde al relleno de fisuras cársticas y es la mayor productora de fósiles de plantas, reptiles, anfibios, aves y mamíferos. Los sedimentos que rellenan estas fisuras son margas grises de composición similar a las limolitas de la facie B de la secuencia basal aunque menos consolidadas y transportadas hacia las cavidades cársticas por grandes lluvias y flujos gravitacionales (Bergqvist et al., 2008). Estos flujos gravitacionales son más abundantes en la sección norte de la cuenca y se interpretan como depósitos en sistemas abanicos aluviales que se interdigitan con las facies de carbonatos y en los cuales se han identificado calcretes de origen pedogenético (Sant Anna et al., 2004). La secuencia cuspidal (S3) corresponde a depósitos de conglomerados terrígenos que se depositaron luego de culminada la actividad tectónica de la cuenca (Oligoceno). La asociación paleobotánica de Itaboraí ha sido estudiada tan sólo en un 9% y se han identificado tres géneros y cuatro familias en base a troncos, hojas y semillas (Bergqvist et al., 2008). Sin embargo, el conocimiento general de la evolución de las selvas pluviales indica que para el tiempo de depositación de la secuencia S2 (Eoceno temprano) en la cuenca de Itaboraí los bosques megatermales de dosel cerrado dominaban las regiones litorales de Brasil y de toda la Plataforma Sudamericana (Morley, 2007).

#### *Cuenca del Amazonas*

La evolución sedimentaria de la cuenca del Amazonas en su margen más occidental está directamente relacionada con la orogenia andina. A partir del Cretácico, cuando la Cordillera de Los Andes comenzó a levantarse, los sedimentos comenzaron a acumularse entre ésta y las tierras altas de los macizos de Brasil y de Guyana (Campbell et al., 2004). Esta parte de la cuenca se comportó entonces desde el



Cretácico como una cuenca de antepaís acumulando sedimentos entre la faja plegada y corrida y el cratón estable de la Plataforma Sudamericana. Sin embargo, la elevación de la faja orógena permitió las conexiones marinas entre esta parte de la cuenca y el océano Pacífico hasta el Mioceno tardío (Campbell et al., 2004), cuando ocurrió la mayor fase compresiva de la orogenia andina (Fase Quechua). En la localidad de Santa Rosa (Perú), de donde proviene una de las faunas más ricas de mamíferos paleógenos extra-patagónicos, los depósitos continentales de la Formación Yahuarango aparecen como una serie de capas rojas de limolitas con facies de canal intercaladas, de las cuales fueron exhumados los fósiles.

Con respecto a los ambientes desarrollados durante el Eoceno tardío en la cuenca del Amazonas, las evidencias paleoflorísticas son escasas. Uno de los factores más importantes que en la actualidad regula el patrón de precipitaciones en la cuenca es la presencia de la cordillera andina. Las estimaciones de paleoaltitud para Los Andes centrales de Perú en el Eoceno es de alrededor del 25% de la actual altura de la cordillera (Campbell, 2004) de modo que es probable que los ambientes del Eoceno tardío desarrollados en la Amazonia peruana fueran relativamente más áridos que los actuales. En tal sentido la paleodistribución de los bosques lluviosos y monzónicos megatermales para el Eoceno tardío-Oligoceno muestra una retracción con respecto al Eoceno temprano hacia las latitudes más septentrionales con respecto a Santa Rosa (Morley, 2007).

#### Cuencas de la Plataforma Patagónica

##### *Cuenca del Golfo San Jorge*

La Cuenca del Golfo San Jorge es una amplia región ubicada en la Patagonia central, entre los paralelos 43 y 47 grados de latitud sur. Comprende la zona meridional de la provincia del Chubut, la parte norte de la provincia de Santa Cruz y gran parte de la plataforma continental argentina en el Golfo San Jorge. Tiene una forma irregular, presentando una mayor elongación en la dirección este-oeste. Hacia el norte sobrepasa el curso medio del río Chubut, por el sur se extiende más allá del río Deseado, hacia el este llega hasta el alto de basamento oriental (ya fuera de las aguas del engolfamiento), mientras que hacia el oeste llega hasta la Cordillera de los Andes. Para algunos autores es una cuenca intracratónica (Sylvan et al., 2008; Cornaglia et al., 2009) mientras que otros la consideran una cuenca de *rift* (Barredo y Stinco, 2010). Está limitada al norte el cratón de Somuncurá, por el cratón del Deseado al sur y por los Bernárdides al oeste. A lo largo de fallas tensionales se forma una gran fosa tectónica alargada en la dirección este-oeste, directamente relacionada en su generación con la deriva continental. Las distintas velocidades de migración hacia el oeste de los diferentes bloques limitados por fallas que componen a la Placa Sudamericana producen la curvatura de su margen occidental y probablemente la separación entre el Macizo Norpatagónico y el Nesocratón del Deseado.

La historia sedimentaria de la cuenca comienza en el Jurásico con depósitos marinos. Sin embargo, la mayor acumulación tuvo lugar durante el Cretácico y el Terciario, cuando se depositan varias unidades marinas y continentales con una disposición geométrica relativamente tabular. En el Paleoceno temprano se produce el evento transgresivo responsable de la deposición de la Fm Salamanca, con un miembro inferior ("Glaucónítico") que representa la sección transgresiva, un

miembro intermedio ("Fragmentosa") que representa las pelitas de plataforma y un miembro superior ("Banco Verde") que representa la sección regresiva (Legarreta y Uliana, 1994). Por encima del Banco Verde se encuentran los depósitos del Banco Negro, los que representan ambientes marino somero y de manglar o marismas (Legarreta y Uliana, 1994). Suprayacente al Banco Negro se encuentra la Formación Peñas Coloradas que constituye la base del Grupo Río Chico y representa depósitos de planicies fluviales en sistemas de alta a moderada sinuosidad (Raigemborn et al. 2009). Esta unidad está compuesta por sedimentos conglomerádicos finos de origen epiclástico y volcaniclástico. Las evidencias paleoflorísticas y sedimentológicas indican que los ambientes durante la depositación de la Fm. Peñas Coloradas fueron boscosos templados a subtropicales similares a los actuales bosques pluviales de Australia, sudeste de Asia y sudeste de Brasil (Raigemborn et al., 2009). La segunda unidad del Grupo Río Chico es la Fm Las Flores que está compuesta mayormente por sedimentos silicoclásticos depositados en ambientes lacustres y planicies de inundación en sistemas meandriformes (Legarreta y Uliana, 1990) con desarrollo de ambientes boscosos de tipos subtropical, cálido y húmedo (Zucol et al., 2004). La secuencia del grupo culmina con la depositación de la Fm Koluel Kaike, cuyos ambientes sedimentarios están caracterizados por sistemas fluviales de baja a moderada sinuosidad con depósitos aluviales y lacustres efímeros (Legarreta y Uliana, 1990). A la sedimentación típicamente fluvial del Grupo Río Chico le siguen las tobas de la Fm Sarmiento, las que constituyen un enorme paquete sedimentario de origen volcaniclástico que se extiende desde el Eoceno temprano hasta el Oligoceno tardío. La sedimentación en la Cuenca del Golfo San Jorge durante este período de tiempo estuvo sujeta a la continua caída de ceniza volcánica que fue retrabajada y acumulada mediante transporte fluvial y eólico bajo un régimen de subsidencia elevado, el que fue el responsable de la acumulación de los grandes espesores de la formación (Bellosi, 2010). Aunque el vulcanismo jugó un rol preponderante en el aporte de sedimentos, el control alocíclico del clima fue determinante en el estilo de sedimentación. Durante el período de depositación del Miembro Gran Barranca (Eoceno medio) se verifica una sedimentación loesica continua con desarrollo de paleosuelos que indican condiciones sub-húmedas a semi-áridas. La ausencia de depósitos fluviales es indicativa de un balance hídrico negativo (Bellosi, 2010). El Miembro el Rosado (correspondiente al más tardío Eoceno medio) muestra desarrollo de ambientes más estables de naturaleza árida con abundante desarrollo de paleosuelos calcáreos (Bellosi y González, 2010) típica de ambientes áridos. El Miembro Puesto Almendra Inferior (Eoceno tardío) marca un cambio en los ambientes de sedimentación, registrándose sistemas fluviales entrelazados con acumulaciones eólicas subordinadas y desarrollo de pequeños sistemas lacustres y planicies (Bellosi, 2010). Este cambio en el estilo de sedimentación marca un incremento en las precipitaciones que contribuyeron a la composición de un clima semi-árido estacional. El Miembro Vera está caracterizado por depósitos eólicos de planicie con escaso desarrollo de paleosuelos bajo condiciones semi-áridas (Bellosi y González, 2010). Posteriormente se produce un nuevo cambio en el estilo de sedimentación que le sigue a un evento erosivo de gran magnitud que arrasó con al menos 100 m de depósitos subyacentes, generando la incisión de un gran valle cuyo relleno lo constituye el Miembro Puesto Almendra Superior (Oligoceno; Bellosi, 2010). Los ambientes desarrollados son de tipo fluvial

entrelazado, con desarrollo de planicies con acumulaciones eólicas episódicas y desarrollo de paleosuelos vegetados. El clima inferido para este período de acumulación en la Cuenca del Golfo San Jorge es templado húmedo y estacional con bosques dominados por notofagáceas, podocarpáceas y araucariáceas (Barreda y Palamarczuk, 2000). Durante la depositación de la última unidad de la Formación Sarmiento ocurrió un episodio tectónico que condujo a la reactivación del régimen extensional y magmatismo asociado como consecuencia del cambio en el ángulo y la velocidad de subducción de la Placa de Nazca por debajo de la Placa Sudamericana (Cande y Leslie, 1986).

*Cuenca del complejo volcánico-piroclástico del Río Chubut medio (Somuncurá-Cañadón Asfalto en parte)*

Este complejo se localiza en el sector centro-noroeste de la provincia del Chubut y dista entre 120 y 160 kilómetros de la ciudad de Esquel, entre las localidades de Gualjaina y Paso del Sapo (Aragón et al., 2004). Está ubicado en términos estructurales dentro de la gran cuenca Somuncurá-Cañadón Asfalto y el vulcanismo que le dió origen es debido a una actividad magmática de intraplaca y no al magmatismo típico de los cinturones de fuego orogénicos. El vulcanismo de Piedra Parada está localizado sobre un sistema de fallas de rumbo noroeste-sureste denominado Faja Oriental, entraadina o de Pilcaniyeu (Aragón y Mazzoni, 1997). El área de Piedra Parada, en donde tienen lugar las acumulaciones eocenas constituye la caldera de un volcán que colapsó bajo el peso de un sistema lacustre desarrollado en su interior, bajo un régimen de precipitaciones elevadas. Los sedimentos que componen el relleno y los alrededores de esta caldera constituyen nueve unidades estratigráficas mayores, cuyos depósitos más importantes corresponden a flujos ignimbríticos y lávicos, domos e intrusivos menores subvolcánicos, diques, lluvias de cenizas y piroclastitas retrabajadas en ambiente lacustre y fluvio-lacustre (Aragón et al., 2004). Las principales unidades definidas por Aragón y Mazzoni (1997), son la Ignimbrita Barda Colorada, Tufolitas Laguna del Hunco, domos vitrofiricos Buitrera, domos de riolitas foliadas Gualjaina, Riolitas Zeballos, Andesitas Estrechura y las Andesitas Huancache. Las unidades terciarias que contienen a los depósitos fosilíferos (Tufolitas Laguna del Hunco y Andesitas Huancache) se localizan por encima de la Ignimbrita Barda Colorada y han sido datadas con métodos radimétricos en 49.51 (TLH) y 47.89 (AH) (Tejedor et al., 2009). La Formación Tufolitas Laguna del Hunco es particularmente importante, no sólo por su contenido mamaliano sino también por constituir una de las paleofloras más diversas y mejor conservadas del mundo. Wilf et al. (2003, 2005) indican que la flora de Laguna del Hunco se desarrolló en los alrededores del lago que cubría la caldera del complejo volcánico. Un clima subtropical con moderada estacionalidad es inferido a partir de la morfología foliar que resulta en temperaturas medias anuales (TMA) y precipitaciones medias anuales (PMA) de 16-17 °C y 100-120 cm respectivamente (Wilf et al., 2005). Sin embargo, un estudio más reciente de Papuacedrus de Laguna del Hunco (Wilf et al., 2009) argumenta en favor de un régimen mínimo de precipitaciones de 2500 mm anuales para las taofloras de Laguna del Hunco y Río Pichileufú. Estos bosques subtropicales, que carecen de *Nothofagus*, habrían experimentado frecuentes perturbaciones debidas a la actividad volcánica de la caldera que habría provocado periódicamente incendios, flujos de lava y deslizamientos

de terreno en algunas porciones de los bosques. La presencia de los fósiles más antiguos a nivel global de *Eucalyptus* en la asociación de Laguna del Hunco sugiere ambientes con frecuentes alteraciones en la estabilidad (Gandolfo et al., 2011), lo que concuerda con un entorno general de perturbaciones volcánicas.

### Cuencas de Antártida

#### *Cuenca de James Ross*

Esta cuenca, localizada en el extremo este de la Península Antártica, se originó durante el Jurásico. Su evolución estuvo determinada por la presencia de un arco volcánico y su ubicación con respecto al mismo fue de retroarco (Rinaldi et al., 2006). El relleno basal de la cuenca es marino somero, con abundante aporte de cenizas volcánicas provenientes del arco volcánico de la Península Antártica. A la entidad basal le sigue una megasecuencia regresiva de sedimentos volcanoclásticos que se depositaron en ambientes marinos de talud. Los términos superiores de esta megasecuencia corresponden a ambientes de plataforma con aporte de sedimentos finos (Grupo Marambio) y ambientes deltaicos con relleno de valles incisos (Grupo Seymour). La Aloformación La Meseta es la última unidad paleógena de la secuencia y representa el relleno de un valle inciso durante un evento transgresivo (Marensi et al., 1998). Los ambientes sedimentarios descritos para esta unidad corresponden a deltas, estuarios y marinos someros que portan fósiles tanto terrestres como marinos (Marensi, 1995). Desde el punto de vista paleoambiental se han descrito planicies y canales de mareas, bocas de estuarios, ambientes de estuario medio, los que en conjunto forman un ambiente costero de bajo relieve (Marensi et al., 1998). Los depósitos de la Formación La Meseta se acumularon a espaldas y hacia el este del arco volcánico de la Península Antártica, el que se mantuvo esporádicamente activo desde el Mesozoico (Reguero et al., 2002).

Aunque los fósiles de vertebrados, invertebrados y plantas provienen de una tanatocenosis, los estudios de proveniencia y paleocorrientes indican que el área fuente de los mismos fue el arco volcánico localizado al norte en la Península Antártica (Marensi, 1995; Marensi et al., 1998). Los estudios paleoclimáticos indican, para el período de depositación de la Formación La Meseta (Eoceno), una transición desde climas cálidos en los miembros basales de la misma (con una temperatura estimada en 15°C; Ivany et al., 2008) hasta climas más fríos en los miembros cuspidales (con temperaturas estimadas entre 7-8 °C). Las estimaciones para el miembro *Cucullaea* I, del cual proviene la mayoría de los metaterios, oscila entre los 10 y 11 °C (Ivany et al., 2008). El contenido paleoflorístico del alomembro *Cucullaea* I indica que los ambientes eran boscosos, templados a fríos y con abundantes precipitaciones, abundantes coníferas y dominados, entre las angiospermas, por el género *Nothofagus* (Gandolfo et al., 1998). Los metaterios constituyen el grupo dominante de mamíferos en las asociaciones de la Fm La Meseta; las mismas incluyen también gondwanaterios, xenartros y notoungulados. Finalmente, han sido registrados también restos de aves en los miembros *Cucullaea* I y Submeseta (Case et al., 1987; Tambussi et al., 1994, 1995).

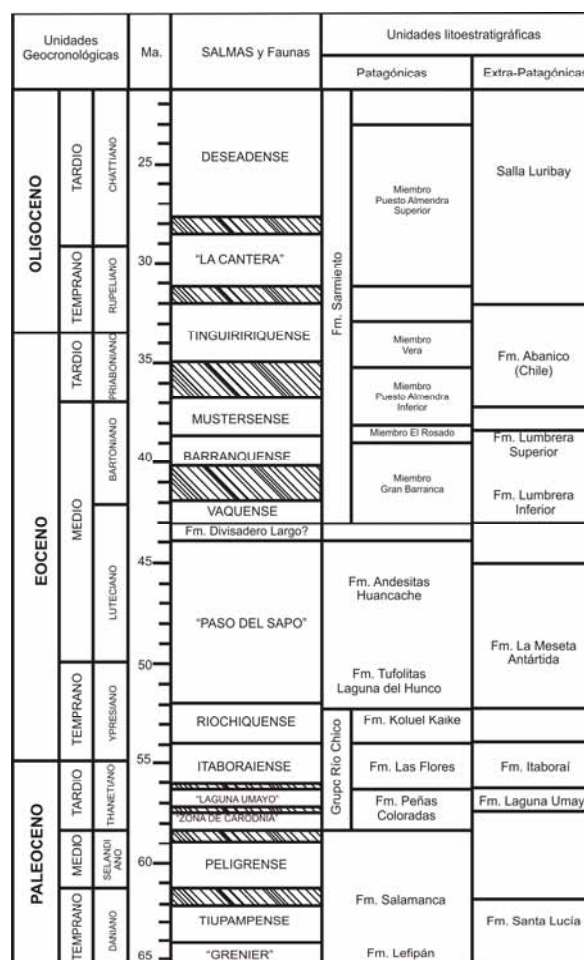
## CAPÍTULO 6. CONTEXTO BIOCRONOLÓGICO Y BIOESTRATIGRÁFICO

### LAS EDADES-MAMÍFERO Y EL ESQUEMA CRONOLÓGICO DEL PALEÓGENO SUDAMERICANO

Las Edades-mamífero sudamericanas (o SALMAs, acrónimo inglés de South American Land Mammal Ages) son las unidades biocronológicas con las que, para el medio continental, se ha dividido al Cenozoico y parte del Cretácico (véase Pascual, 1970; Pascual, 2006 y bibliografía citada). Una SALMA es una asociación única de taxones que se infiere han existido durante un intervalo temporal restringido. Se las reconoce sobre la base del grado evolutivo de los taxones que la integran, utilizándose adicionalmente los momentos de primera y/o última aparición en el registro fósil, así como los cambios en las asociaciones faunísticas a través del tiempo (véase Woodburne, 1987; Pascual et al., 1996). De acuerdo con Pascual (1970, 1984a, 1984b) existe una íntima vinculación entre los límites de (o hiatos entre) las SALMAs y los cambios en las condiciones climático-ambientales, en particular con los eventos diastróficos y los cambios en el nivel del mar.

La relación existente entre los cambios faunísticos y las modificaciones en las condiciones climático-ambientales, representadas en el concepto de SALMA, ha sido mencionada en la literatura paleomastozoológica desde comienzos del siglo XX (véase Ameghino, 1906; Frenguelli, 1930; Kraglievich, 1930; Simpson, 1940; Pascual, 1984a, 1984b). A partir de los trabajos de trabajos de Ortiz-Jaureguizar (1986, 1988) y, posteriormente, de Pascual y Ortiz-Jaureguizar (1990) y Pascual et al. (1996) mediante el empleo de técnicas estadísticas, se establece no sólo el grado de vinculación existente entre las diferentes SALMAs sino que también se reconoce que las mismas pueden ser agrupadas en categorías mayores, las que reflejan, a su vez, cambios de índole regional o global en las condiciones climático-ambientales. En tal sentido, Ortiz-Jaureguizar (1986, 1988), Pascual y Ortiz-Jaureguizar (1990) y Pascual et al. (1996) definen una secuencia de unidades representadas por las SALMAs: Subciclos, Ciclos, Superciclos y Megaciclos Faunísticos. Las tres primeras categorías están estrechamente vinculadas con los cambios climático-ambientales de magnitud regional o continental, en tanto que las dos últimas se vinculan con cambios de índole global (véase también Pascual y Ortiz-Jaureguizar, 2007). Más recientemente Goin et al. (en prensa b) propusieron el concepto más abarcativo y ambiguo de “fases” para definir los eventos más importantes en la evolución de los mamíferos en América del Sur. Cada fase está caracterizada por los mayores eventos bióticos y abióticos y tiene un correlato con el esquema biogeográfico de Morrone (2004, 2006).

En este trabajo se utilizan las SALMAs como unidades cronológicas de análisis, incluyendo las dataciones más recientes disponibles para cada una de ellas (Fig. 7.1). En algunos casos se utilizan asociaciones informales (posiblemente representativas de nuevas unidades biocronológicas aún no postuladas) nominadas como “faunas”. Una lista de localidades fosilíferas características de cada una de las unidades cronológicas estudiadas consta en el Anexo X y la Fig. 6.1).



**Figura 6.1** Esquema cronoestratigráfico para el Paleógeno sudamericano. Se muestran las edades mamífero (SALMAS) y faunas (entre comillas) y las principales formaciones geológicas consideradas en este trabajo. Las ubicaciones cronológicas del Grupo Río Chico fueron tomadas de Gelfo et al (2009), las de la Fauna de Paso del Sapo de Tejedor et al. (2009), las de la Formación Sarmiento de Kay et al (2009), las de la Formación Santa Lucía de Marshall y Sempere (1991), las de Laguna Umayo de Sigé et al. (2004), las de la Fm La Meseta de Chornogubsky et al (2009), las de la Fm. Lumbrera de Del Papa (2006), las de la Fm. Abanico de Flynn y Wyss (1999).

#### “Fauna” de Grenier (Paleoceno temprano)

El registro cenozoico más antiguo de un mamífero sudamericano proviene de la localidad de Grenier, situada unos 20 km al oeste del pueblo de Paso del Sapo, en la provincia de Chubut. Se trata de un marsupial, *Cocatherium lefipanum*, asignado con dudas al orden Polydolopimorphia (Goin et al. 2006). Si bien difícilmente puede hablarse de “fauna”, habiendo sido descripto hasta el momento un solo taxón, han sido recuperados de los mismos niveles al menos un mamífero adicional, un Sudamericidae (Gondwanatheria) aún por describir (F. Goin, comunicación personal). La sección está ubicada cerca del tope de la Fm Lefipán (Grupo Chubut), e incluye un nivel correspondiente al límite Cretácico-Terciario (Goin et al., 2006). Se trata de un paquete sedimentario de unos 200 m de espesor compuesto por pelitas con varias intercalaciones de paquetes arenosos y capas de coquinas que preservan faunas de edad Maastrichtiano/Paleoceno. Los sedimentos de la Fm Lefipán fueron depositados en un ambiente

dominado por mareas, que varía desde estuario a planicie de mareas en primer término, y en segundo término en un ambiente marino somero (Spalletti, 1996). Dado el gran espesor de la formación y considerando que abarca un lapso de tiempo relativamente extenso (Cretácico Superior-Paleoceno Inferior) las condiciones de sedimentación son variables geográfica y temporalmente. Los niveles correspondientes al límite Cretácico-Paleoceno indican un ambiente de sedimentación característico de un estuario dominado por mareas, en el cual pueden hallarse desde barras de desembocadura en las regiones proximales hasta barras de mareas en las regiones distales (Ruiz, 2006). Estas condiciones estuáricas parecen haber permanecido con ligeras variaciones hasta el tope de la formación.

La edad de las capas portadoras de *Cocatherium* ha sido asignada al Paleoceno temprano (Daniano) debido a que las mismas se hallan 5 m por encima del límite Cretácico/Terciario y portan invertebrados marinos característicos de las asociaciones danianas de invertebrados (Goin et. al., 2006). Las condiciones climáticas hacia fines del Cretácico y comienzos del Paleógeno habrían sido cálidas y húmedas, con ambientes de tipo subtropical (Aragón y Mazzoni, 1997).

*Localidades fosilíferas:* Anexo y Fig. 6.1.

#### Edad-mamífero Tiupampense (Paleoceno temprano)

La edad mamífero Tiupampense está definida en base a la fauna del Paleoceno temprano de Tiupampa, en Bolivia, a unos 95 km al sudeste de la ciudad de Cochabamba. Los niveles portadores de la misma corresponden a la Fm Santa Lucía. Esta formación suprayace a la Formación El Molino (Maastrichtiano-Daniano según Marshall et al., 1997) y se divide en tres porciones: inferior, media y superior. La localidad tipo de la Edad Tiupampense corresponde a la porción media y sus características litológicas indican un ambiente de sedimentación de tipo fluvial meandriforme (Marshall et al., 1997). Las capas portadoras de mamíferos y otros vertebrados están compuestas por areniscas de granulometría media con paleosuelos y limos marrones a rojizos intercalados.

La fauna de Tiupampa está compuesta exclusivamente por marsupiales y placentarios, sin evidencia de monotremas, gondwanaterios u otros mamíferos pre-tribosfénicos (Muizon, 1991; Muizon y Cifelli, 2001). Entre los marsupiales se registran cuatro órdenes (Polydolopimorphia, “Didelphimorphia”, Sparassodonta y Microbiotheria; véase Muizon, 1991) los cuales representan algo más del 66% (en número de géneros) de la asociación local de mamíferos. Los placentarios, por su parte, están representados por dos órdenes: Condylarthra y Pantodonta (Véase Gelfo et al., 2009).

La edad de Tiupampa ha sido ampliamente discutida en la literatura, principalmente por la falta de dataciones radimétricas y magnetoestratigráficas precisas. Se la ha referido ya al Cretácico Tardío (Marshall et al., 1983; Muizon et al., 1983, 1984), como al Paleoceno temprano (Ortiz-Jaureguizar y Pascual 1989; Bonaparte et al., 1993; Muizon 1998, Muizon y Cifelli, 2000) o al temprano Paleoceno tardío (Marshall et al., 1997). Más recientemente Gelfo et al. (2009) acotaron la edad de la SALMA Tiupampense a 64-64.5 Ma, lo cual es equivalente al Daniano temprano y al Cron 28r. Los autores hallaron una mayor similitud entre la composición faunística de la SALMA Tiupampense con aquella

del Puerquense norteamericano, que con cualquier otra edad mamífero sudamericana, incluida la fauna de Punta Peligro.

*Localidades fosilíferas:* Anexo y Fig. 6.1.

#### Edad-mamífero Peligrense (Paleoceno temprano-medio)

La Edad Peligrense está basada en la fauna proveniente de la localidad de Punta Peligro, en el extremo SE de la provincia de Chubut. Los niveles mamalíferos corresponden al Banco Negro Inferior (BNI), en el tope de la Formación Salamanca la cual, a su vez, está en discordancia erosiva con la Formación Bajo Barreales. Los sedimentos salamanquenses representan un período de transgresión marina (ingresión del Maastrichiano-Daniano) que abarca desde los 73 Ma hasta los 58 Ma aproximadamente. El paquete sedimentario está compuesto por areniscas amarillentas, grises y verdosas con variadas estratificaciones características de ambientes intermareales a submareales. Los sedimentos del BNI están caracterizados por facies macizas de pelitas oscuras que representan ambientes de albufera. En general los ambientes de deposición para la Fm Salamanca son marinos someros con relieves de base ondulados, en los cuales pueden encontrarse, además de albuferas, canales de marea, barras litorales y lóbulos deltaicos (Martínez, 1992). La configuración ambiental más probable es de tipo estuarial o deltaica con gran influencia de las mareas. Los abundantes restos de hojas de angiospermas en las albuferas indican condiciones subtropicales húmedas en las regiones aledañas. La fauna del Banco Negro Inferior está compuesta por anfibios, reptiles (Bonaparte et al., 1993), mamíferos no tribosfénicos de origen gondwánico y marsupiales y placentarios derivados de un stock laurásico (Pascual et al., 1992, Bonaparte et al., 1993, Bond et al., 1995, Gelfo y Pascual, 2001). La edad del Banco Negro Inferior fue considerada en un principio (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990) como equivalente a Tiupampa (Daniano en edad) y fue incluida dentro de la Edad-mamífero Tiupampense. Posteriormente, Bonaparte et al. (1993) reconocen que la fauna del BNI es distinta a aquella de Tiupampa por lo que crean la SALMA Peligrense y la consideran más joven que Tiupampa. Bond et al. (1995) le asignan una edad equivalente al Daniano tardío-Thanetiano temprano. Finalmente, Gelfo et al. (2009) interpretan la fauna de Punta Peligro como post-daniana en edad, más probablemente equivalente al Selandiano temprano.

*Localidades Fosilíferas:* Anexo y Fig. 6.1.

#### Fauna de *Carodnia* (Paleoceno tardío)

La Zona de *Carodnia* es una de las tres biozonas sugeridas por Simpson (1935b) para describir la secuencia cronológica correspondiente a las diversas capas de la Formación Río Chico. Basándose en el grado evolutivo de las especies exhumadas, este autor definió, desde la más antigua a la más moderna, las siguientes biozonas: Zona de *Carodnia*, Zona de *Kibenikhoria* y Zona de *Ernestokokenia*. La primera de ellas contiene las especies exhumadas del nivel “h” en la localidad de Cerro Rodondo (pero véase Gelfo et al., 2009) y de las capas inferiores del miembro medio en el Bajo de la Palangana (ambas localidades en el sudeste de la provincia de Chubut). Las areniscas rojizas que Simpson refiere como



“miembro medio” en la Sección de Bajo de la Palangana, son las capas que constituyen la Formación Peñas Coloradas. Simpson definió las dos biozonas restantes en base a las faunas de las capas superiores de las localidades de Cañadón Hondo y Bajo de la Palangana, respectivamente. Teniendo en cuenta la existencia de discontinuidades estratigráficas, Legarreta y Uliana (1994) correlacionaron las formaciones Peñas Coloradas, Las Flores y Koluel Kaike con las biozonas de *Carodnia*, *Kibenikhoria* y *Ernestokokenia*, respectivamente. Estos autores asignaron a la base de la Fm Peñas Coloradas una edad de 60 Ma, equivalente al Thanetiano (Paleoceno tardío). Basados en este esquema estratigráfico, Bond et al. (1995) restringieron la Zona de *Carodnia* a la extensión temporal representada por los depósitos de la Fm. Peñas Coloradas. Estos autores afirmaron que algunos de los taxones característicos de la de la mencionada biozona han sido exclusivamente exhumados de los depósitos fluviales de Peñas Coloradas. Adicionalmente, correlacionaron las zonas de *Kibenikhoria* y *Ernestokokenia* con las SALMAS Itaboraiense y Riochiquense respectivamente. Autores posteriores reconocieron la validez de la correlación entre los miembros del Grupo Río Chico, la zonación de Simpson y el esquema temporal propuesto de edades-mamífero (e.g., Gelfo et al., 2009, 2010; Raigemborn et al. 2009). A diferencia de las dos restantes biozonas, la Zona de *Carodnia* aun no ha sido reconocida formalmente como edad mamífero ni ha sido correlacionada con ninguna SALMA pre-existente. Esto se debe en parte a la escasa evidencia paleontológica proveniente de la misma. Sin embargo, las especies que caracterizan esta fauna parecen ser referibles a una unidad cronológica discreta que puede ubicarse temporalmente entre las SALMAS Peligrense e Itaboraiense (Bond et al. 1995; Gelfo et al. 2008, 2009, 2010). No obstante, algunos autores han considerado que la Zona de *Carodnia* debería incluirse en la más antigua SALMA Tiupampense (Marshall et al., 1997; Ortiz Jaureguizar et al., 2007). Contrariamente, Gelfo et al. (2009) argumentan que no hay evidencia cierta que respalde esta hipótesis porque, en primer lugar, no existen entre ambas faunas taxones comunes a nivel específico, genérico o incluso familiar. Debe tenerse en cuenta que la asociación faunística de Tiupampa incluye linajes de origen norteamericano, mientras que la Zona de *Carodnia* muestra linajes estrictamente sudamericanos. De acuerdo con esta última postura, Raigemborn et al. (2009) refieren cronológicamente a la Fm Peñas Coloradas al temprano a medio Paleoceno tardío, una edad intermedia entre las de las unidades biocronológicas peligrenses e itaboraienses respectivamente.

*Localidades fosilíferas:* Anexo y Fig. 6.1.

#### Fauna de Laguna Umayo (Paleoceno tardío-Eoceno temprano)

Los sedimentos portadores de mamíferos correspondientes a esta asociación provienen de las capas rojas de la sucesión de Laguna Umayo, en las cercanías del margen noroeste del Lago Titicaca (Perú). Debido a la homogeneidad litológica, estas capas fueron elevadas al rango de formación en lo que hoy se conoce como Fm Laguna Umayo. Se trata de limolitas rojizas con arcilitas tobáceas blancas en su parte cuspidal (Marshall et al., 1997). Acerca de la edad de Laguna Umayo, Pascual y Ortiz-Jaureguizar (2007) la interpretaron como equivalente a Tiupampa, basados en la composición faunística de ambas localidades.

Sin embargo, las dataciones magnetoestratigráficas (Sigé et al. 2004) la correlacionan con el Cron 24r (55.9-53.4 Ma.) es decir Paleoceno tardío-Eoceno temprano.

*Localidades Fósilíferas:* Anexo y Fig. 6.1.

#### Edad-mamífero Itaboraiense (Paleoceno tardío- Eoceno temprano)

Esta edad está basada en la fauna proveniente de los rellenos de canales y cuevas de las canteras de limolitas en São José de Itaboraí, al Nordeste de Niterói, capital del Estado de Río de Janeiro, Brasil (Paula Couto, 1952a,b; 1954; Simpson, 1947). Primariamente asignada a la SALMA Riochiquense por Paula Couto (1952a) esta fauna fue formalmente reconocida como edad-mamífero por Marshall (1985) quien la consideró más antigua que la edad Riochiquense y la asignó al Paleoceno medio. Al proponer la zonación de las capas riochiquenses, Simpson (1935b) identificó como *Zona de Kibenikhoria* a la fauna proveniente de la localidad de Cañadón Hondo. Posteriormente, Legarreta y Uliana (1990) nominan como Formación Las Flores a las capas aflorantes en la Gran Barranca entre las formaciones Peñas Coloradas y Koluel Kaike. Seguidamente, Bond et al. (1995) reconocieron las semejanzas entre esta fauna y aquella del Yacimiento Las Flores en la Gran Barranca, y sugirieron que la composición faunística de estas localidades patagónicas es muy similar a la de São José de Itaboraí, localidad tipo de la edad Itaboraiense. Los sedimentos itaboraienses, ya sean aquellos patagónicos o los de Itaboraí, no han sido aún datados por métodos directos, de modo que las sucesivas asignaciones cronológicas llevadas a cabo por varios autores son todas de naturaleza indirecta y han sido ampliamente discutidas en la literatura. Legarreta y Uliana (1994) consideraron que la edad de los sedimentos de la Fm Las Flores es referible al Thanetiano tardío (Paleoceno más tardío). Bellosi y Madden (2005) la refirieron al Eoceno temprano, Pascual y Ortiz-Jaureguizar (2007) al Paleoceno tardío y, más recientemente, Gelfo et al. (2009) y Oliveira y Goin (2011) le asignaron una edad Paleoceno más tardío- Eoceno temprano, que es la seguida en este trabajo.

*Localidades fósilíferas:* Anexo y Fig. 6.1.

#### Edad-mamífero Riochiquense (Eoceno temprano)

Simpson (1933) nominó Formación Río Chico a los estratos portadores de mamíferos que se disponen por encima de la Fm Salamanca y por debajo de las tobas casamayorenses en varias localidades de la cuenca del Golfo San Jorge, en la provincia de Chubut. Estos sedimentos habían sido previamente referidos como las últimas capas portadoras de dinosaurios y eran consideradas la parte cuspidal del Grupo Chubut (véase Simpson, 1940 y la literatura allí citada). Sin embargo, ningún resto de dinosaurio fue exhumado de esos estratos y, en cambio, se hallaron abundantes restos de mamíferos de edad claramente terciaria (Simpson, 1935a; 1940). El autor observó que las mencionadas capas están mayormente constituidas por areniscas y pelitas de coloración variada y tonos brillantes que presentan frecuentes estratificaciones entrecruzadas. En ciertos lugares, Simpson (1940) nota sobre la Fm Río Chico, la existencia de unos estratos duros, de colores brillantes, correspondientes a las *argiles fissilaires* de Ameghino. En el mismo trabajo mencionó que las mismas consisten en tobas

secundariamente metamorfizadas que, a su criterio, carecen de interés ya que no representan un tiempo o edad determinados y son puramente una formación litológica. Previamente Feruglio (1938) había nominado a estos estratos como “Tobas de Koluel Kaike”; finalmente Legarreta y Uliana (1994) los denominaron Formación Koluel Kaike. En el esquema estratigráfico de estos autores, lo que Simpson consideraba como Formación Río Chico es equivalente al Grupo homónimo y las facies con mamíferos o fáunulas (Simpson, 1935b) son consideradas equivalentes a las Formaciones Peñas Coloradas, Las Flores y Koluel Kaike (véase más arriba). Aunque Simpson (1948) ya consideraba que las biozonas del Grupo Río Chico por él definidas, probablemente requirieran designarlas como edades o estadios particulares, la evidencia fósil existente hasta ese momento no le permitía tal designación, de modo que consideraba al grupo entero como de edad Riochiquense. Bond et al. (1995), aceptando la propuesta estratigráfica de Legarreta y Uliana (1994), argumentaron a favor de la correlación de Fm. Koluel Kaike con la Zona de *Ernestokenia* y concluyeron que esta última biozona de Simpson caracteriza a la Edad-mamífero Riochiquense.

Las edades cronológicas asignadas a la SALMA Riochiquense han sido múltiples: Paleoceno tardío (Simpson, 1940, 1948), Paleoceno tardío-Eoceno temprano (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 2007), Eoceno temprano (Gelfo et al. 2009) o Eoceno medio (Bellosi, 2010).

*Localidades fosilíferas:* Anexo y Fig. 6.1.

#### Fauna de Paso del Sapo (Eoceno temprano a medio)

Esta asociación hace referencia a la fauna de mamíferos exhumados de las localidades de La Barda y Laguna Fría, en el noroeste de la provincia de Chubut, cerca del pueblo de Paso del Sapo (Tejedor et al., 2009). La zona de Paso del Sapo está dominada por depósitos de origen volcánico y en las localidades mencionadas afloran tres formaciones geológicas (Tejedor et al., 2009): Formación Ignimbrita Barda Colorada, Formación Tufolitas Laguna del Hunco y Formación Andesitas Huancache. La primera de ellas suprayace a los depósitos estuariales de la Fm. Lefipán (Cretácico tardío-Paleoceno temprano) y está compuesta por ingnimbritas que fueron depositadas durante la formación de una caldera volcánica. Suprayace a estos depósitos la Formación Tufolitas Laguna del Hunco que corresponde a tobas depositadas en un ambiente lacustre dentro de la caldera. La Formación Andesitas Huancache se halla en el tope de la secuencia y está compuesta por depósitos de lavas con areniscas y conglomerados volcánicos intercalados. Tejedor et al (2009) consideran una edad de 49.51 Ma aproximadamente para los depósitos de la Fm. Tufolitas Laguna del Hunco en Laguna Fría y una edad de aproximadamente 47.89 Ma para la Fm. Andesitas Huancaches en el sitio La Barda. Esto es, un lapso temporal cercano al límite Eoceno temprano-medio (Ypresiano-Luteciano). Cabe mencionar que de la de la Fm. Laguna del Hunco proviene una rica flora que ha sido estudiada por Wilf et al. (2003). Debido a que la fauna exhumada en cercanías de Paso del Sapo es una de las más diversas asociaciones de mamíferos conocida para América del Sur, y al carácter relativamente “intermedio” entre los componentes de esta asociación y las de la edad Riochiquense y de la sub-edad Vaquense (Edad-mamífero Casamayorense), Tejedor et al. (2009) sugirieron para el futuro el reconocimiento formal de una nueva unidad biocronológica (el “Sapoense”), la que rellenaría parcialmente el hiato temporal existente entre las SALMAS Riochiquense

y Casamayorenses. Adicionalmente, los autores correlacionaron tentativamente la fauna de Paso del Sapo con aquella de la Fm. La Meseta en la Península Antártica (véase más abajo).

*Localidades fosilíferas:* Anexo y Fig. 6.1.

#### Fauna de la Fm La Meseta (Eoceno temprano a medio)

La Fm. La Meseta, situada en el extremo noreste de Isla Marambio (Seymour; Península Antártica) fue descrita formalmente por Elliot y Trautman (1982) quienes la dividieron en tres unidades (I a III). Posteriormente Sadler (1988) reconoció siete litofacies a las cuales nominó como unidades “Telm” 1 a 7. Marensi et al. (1998) dividieron a la formación en seis miembros denominados, desde la base al tope, Valle de las Focas, Acantilados, Campamento, *Cucullaea* I, *Cucullaea* II y Submeseta. Se considera que todos los niveles de esta formación fueron depositados durante el Eoceno. La edad de sus unidades particulares ha sido estimada mediante el uso de bioestratigrafía a partir de moluscos, diatomeas, dinoflagelados y palinomorfs (Invany et al., 2008 y literatura citada). Recientemente, utilizando la metodología radioisotópica en base al Estroncio ( $Sr^{87}/Sr^{86}$ ), Invany et al. (2008) estimaron que la depositación del Telm 5, unidad de la que provienen la mayor parte de los marsupiales antárticos, ocurrió durante el temprano Eoceno Medio, estimación que concuerda con la de Marensi (2006) y con la correlación temporal realizada por Tejedor et al. (2009) entre esta unidad y los niveles mamalíferos de Paso del Sapo, en la Patagonia continental.

*Localidades fosilíferas:* Anexo y Fig. 6.1.

#### Edad-mamífero Casamayorenses (Eoceno Medio)

Florentino Ameghino (1897) describió una serie de especímenes recolectados por Carlos Ameghino en la Barranca Sur del Lago Colhué Huapí y los asignó a una edad similar a la de las “capas con *Pyrotherium*”. Posteriormente (Ameghino, 1899), sobre la base de observaciones realizadas por su hermano Carlos, reconoció que esta asociación de mamíferos era mucho más antigua que la de las capas con *Pyrotherium* y los denominó como “Fauna de *Notostylops*” por ser este el género más característico y abundante. Posteriormente en (1902) Ameghino dividió la fauna de *Notostylops* en “*Notostylopsense* Superior e Inferior”, esquema al cual le adicionó una parte basal en 1903. El término Casamayorenses se origina en una pequeña colección hecha por Tornöier en 1903 en Cañadón Lobo, en cercanías de Punta Casamayor, hecho que propició el uso del término (e.g. Simpson, 1948) para referir geográficamente la Fauna de *Notostylops*. Posteriormente Simpson (1967) reconoció formalmente la SALMA Casamayorenses. Cifelli (1985) retomó la idea de Ameghino de que la fauna de *Notostylops* es subdivisible en unidades menores y propuso dos subunidades (subedades) para la SALMA Casamayorenses: Vaquense (más antigua) y Barranquense (más joven), esta última informalmente dividida en “temprana” y “tardía”. Los sedimentos portadores de mamíferos casamayorenses se hallan en la base de las Tobas de Sarmiento. Según Spalletti y Mazzoni (1977) en el Grupo Sarmiento se reconocen tres ciclos sedimentarios, los que se corresponden con las edades Casamayorenses, Mustersenses y Deseadenses. Spalletti y Mazzoni (1979) formalizaron estas unidades litológicas denominando Formación Sarmiento al

paquete sedimentario completo, compuesto por tres miembros, a saber: Miembro Gran Barranca, Miembro Puesto Almendra y Miembro Colhué Huapí. Estos miembros contienen los fósiles correspondientes a las edades Casamayorenses, Deseadenses y Colhuehuapenses, respectivamente. Recientemente Gelfo et al. (2010) reinterpretaron la sucesión estratigráfica de la Formación Sarmiento, dividiéndola en cinco miembros y refiriendo a la base los sedimentos de Cañadón Vaca. En este esquema, la SALMA Casamayorenses incluye las capas portadoras de mamíferos de Cañadón Vaca, El Miembro Gran Barranca y la parte más basal del Miembro El Rosado (46 Ma.-36.8 Ma.; Kay et al., 2009).

#### Fauna de Divisadero Largo

La fauna de la Fm Divisadero Largo proviene de la localidad homónima situada a 8 km al oeste de la ciudad de Mendoza. En base a esta fauna, constituida por ocho especies de mamíferos, fue establecida la SALMA Divisaderense (Pascual et al., 1965), entonces referida al Eoceno tardío. Esto “rellenaba” parcialmente el hiato temporal existente hasta ese momento entre las SALMAs Mustersenses y Deseadenses. Estudios recientes sugieren que la “asociación” de Divisadero Largo no constituye una unidad biocronológica válida tal y como ha sido definida, ya que presenta una mezcla de taxones de diferentes edades (véase Cerdeño et al. 2008), motivo por el cual la SALMA Divisaderense carece de validez formal. En cuanto a la edad, la asociación típica de la Formación Divisadero Largo presenta más semejanzas con la SALMA Casamayorenses que con la Mustersens (López, 2008) y es asignada por López (2010) al Eoceno temprano, posiblemente equivalente a la Subedad Vaquense o al hiato entre esta y la Barranquense.

#### Fauna de la Fm Lumbrera

Esta asociación hace referencia a los especímenes de marsupiales y otros mamíferos exhumados de niveles de la Formación Lumbrera, parte cuspidal del subgrupo Santa Bárbara, Grupo Salta (Provincia de Salta). Tradicionalmente, los depósitos de la Fm Lumbrera han sido asignados a la SALMA Casamayorenses (Pascual, 1980 a y b) sobre la base de comparaciones faunísticas con las asociaciones más extensamente conocidas de la Patagonia. Los marsupiales aquí exhumados, provienen la parte inferior de la Formación Lumbrera (algunos metros debajo de la Faja Verde; Pascual, 1980 a y b). Dado que el contacto entre la porción inferior y la Faja Verde es de transición, actualmente se considera que ambos sistemas están temporal y espacialmente relacionados, formando una unidad integrada denominada Lumbrera Inferior (Del Papa, 2006). Con respecto a la edad de estos depósitos, Pascual (1980 a y b) los asignó a la SALMA Casamayorenses, que en ese momento era cronológicamente referible al Eoceno temprano. Autores posteriores han acordado con esta postura aunque las correlaciones más recientes ubican al Casamayorenses en el Eoceno medio (Kay et al., 2009). En este trabajo se considera a la fauna inferior de Lumbrera referible a la subedad Vaquense, ya que en su parte superior la Formación Lumbrera ha sido datada en 39.9 Ma, una edad equivalente a la subedad Barranquense en Patagonia (Marquillas et al. 2011).

*Localidades fosilíferas:* Anexo y Fig. 6.1.

Edad-mamífero Mustersense (Eoceno medio- temprano Eoceno tardío)

A esta edad fueron referidas las asociaciones procedentes de las “capas con *Astraponotus*” que Ameghino (1906) describiera para la localidad de Gran Barranca (Barranca Sur del Lago Colhué Huapí). Roth (1903) describió algunos marsupiales provenientes del Lago Musters pero sin hacer referencias precisas al sitio de procedencia. Desde el punto de vista estratigráfico, los sedimentos mustersenses corresponden al Miembro Puesto Almendra (Spalleti y Mazzoni, 1979) y es precisamente de los estratos inferiores del mismo (Miembro Puesto Almendra Inferior en Bellosi y Madden, 2005) de donde provienen los mamíferos que componen la asociación tipo de la SALMA Mustersense. La base y el tope del Miembro Puesto Almendra *sensu* Spalleti y Mazzoni (1979) han sido datados por Kay et al. (1999) en 36 Ma. y 28 Ma. respectivamente. En un esquema más reciente de Gelfo et al. (2010), la SALMA Mustersense abarca desde la parte inferior-media del Miembro El Rosado (Bellosi y Madden, 2005) hasta la parte media del Miembro Puesto Almendra Inferior y es equivalente en edad al Cron 17 (37 Ma.-36.4 Ma.). Depósitos de edad mustersense afloran también en el noroeste argentino. El grupo Pastos Grandes, descrito y definido por Turner (1960, 1964), está constituido por tres formaciones, Geste, Sijes y Pozuelos. De esta última proviene una serie de marsupiales descritos por Pascual (1983) y hallados en la Cuenca del Salar de Pastos Grandes (provincia de Salta). La estratigrafía de esta región ha sido estudiada por Alonso et al. (1982).

*Localidades fosilíferas:* Anexo y Fig. 6.1.

Edad-mamífero Tinguiririquense

Esta edad mamífero fue reconocida formalmente por Flynn et al. (2003) en su descripción y análisis de la asociación faunística procedente de niveles de la Fm Abanico (valle del Río Tinguiririca, cerca de la ciudad de Termas del Flaco, Cordillera Central de Chile) y de algunas localidades de la Patagonia argentina. La fauna de Tinguiririca había sido informalmente utilizada como edad mamífero por autores previos (Flynn y Swisher, 1995) y algunos autores habían sugerido que las capas de Gran Barranca correspondientes al “*Astraponotén plus supérieur*” de Ameghino eran equivalentes a aquella (Kay et al. 1999). Bellosi y Madden (2005) correlacionaron posteriormente el Miembro Vera de la Formación Sarmiento en Gran Barranca (localidad de La Cancha) con los estratos de Tinguiririca en Chile.

La fauna de Tinguiririca representa los momentos de la transición Eoceno-Oligoceno (límite EOB: 33.9 Ma. véase Goin et al. (2010). Flynn et al. (2003) aproximaron una edad de 31.5 Ma y, potencialmente, un lapso de 31-37 Ma sobre la base de dataciones  $Ar^{40}/^{39}Ar$  realizadas sobre el estratotipo de la edad-mamífero. Las dataciones radio y paleomagnéticas llevadas a cabo en la Gran Barranca sugieren una edad entre los 35-33.26 Ma. para la base del Miembro Vera. El nivel fosilífero de La Cancha es equivalente al intervalo de polaridad C13n cuya edad es 33.26-33.73 Ma. (Goin et al., 2010).

*Localidades fosilíferas:* Anexo 3 y Fig. 6.1.

### Fauna de La Cantera (Oligoceno temprano)

La fauna de La Cantera es referible al Oligoceno temprano, aunque no al más temprano. Su asociación de mamíferos, tanto por su composición taxonómica como por las adaptaciones morfológicas de numerosas especies, parece representar una respuesta evolutiva al brusco enfriamiento de los climas y los ambientes acaecidos hacia el EOB, como consecuencia del evento glacial en Antártida conocido como Oi1. La edad de esta fauna está comprendida entre los 31.5 y los 29.5 Ma. (Madden et al., 2010).

*Localidades fosilíferas:* Anexo y Fig. 6.1.

### Edad-mamífero Deseadense (Oligoceno tardío)

Esta unidad biocronológica fue formalmente reconocida por Wood y Patterson (1959) para incluir una asociación de mamíferos entre los cuales se contaba la “Fauna de *Pyrotherium*” de Ameghino (1895). El nombre Deseadense proviene de los trabajos de Gaudry (1906), quien estudiara la colección de Ameghino procedente de la localidad de La Flecha, junto a las márgenes del Río Deseado en Santa Cruz. Más tarde, Ameghino describió otro conjunto de mamíferos de la misma edad, pero procedente de la Gran Barranca y de Cabeza Blanca, ambas localidades en la provincia de Chubut. Varias localidades más de Patagonia han sido mencionadas por diversos autores como portadoras de mamíferos deseadenses (e.g., Pascual y Odreman Rivas, 1971). Fuera de la Patagonia, los depósitos de Salla (Bolivia) han sido ampliamente estudiados en su contenido faunístico (Hoffstetter, 1968; Wolf, 1984; MacFadden et al., 1985; Sánchez-Villagra y Kay, 1997) y en su estratigrafía (Kay et al., 1998). Respecto de la edad de los depósitos patagónicos, las dataciones radimétricas realizadas hasta ahora arrojan valores de entre 29 y 21 Ma (Marshall et al., 1986, Marshall y Sempere, 1993) y de 29.2 y 26.3 Ma (Belloso et al., 2010). Las dataciones de  $Ar^{40}/Ar^{39}$  realizadas en Salla dan valores de entre 27 y 25.8 Ma. (veáse Kay et al., 1998).

*Localidades fosilíferas:* Anexo y Fig. 6.1.

## PARTE II: MARCO CONCEPTUAL

### CAPÍTULO 7- BIOLOGÍA DE LOS METATHERIA

#### RASGOS CARACTERÍSTICOS DE LOS MARSUPIALES VIVIENTES

Los Metatheria sudamericanos vivientes (Didelphimorphia, Paucituberculata y Microbiotheria) pertenecen íntegramente al grupo de los marsupiales (Supercohorta Marsupialia). A pesar de que la presencia de marsupio es un carácter común en muchos grupos de marsupiales, este carácter no es extensivo a todos los miembros del grupo como tampoco exclusiva de los Metatheria (i.e. *Echidna*, *Monotremata*). Por el contrario, los marsupiales son únicos en una serie de características que los diferencian radicalmente del resto de los mamíferos, particularmente de los placentarios, a saber:

*Cerebro*: tienen un tamaño cerebral relativamente pequeño con respecto al tamaño corporal, con escaso desarrollo del neocórtex y sin cuerpo calloso.

*Cráneo y mandíbula*: cuando están presentes, las bulas auditivas están formadas principalmente por el alisfenoides, a diferencia de los placentarios en los cuales el timpánico es el hueso predominante de esta estructura. El paladar de los marsupiales suele estar perforado por largas vacuidades palatinas y/o maxilares, y el hueso yugal se extiende posteriormente para formar parte, junto con el escamoso, de la fosa glenoidea, formando una arcada cigomática completa. El lacrimal participa de la parte anterior de la órbita. En la mandíbula, el proceso angular presenta una inflexión de hasta 90°, quedando dispuesto casi perpendicularmente al eje del dentario. Conservan la doble articulación craneo-mandibular hasta los 25 días del nacimiento aproximadamente.

*Dentición*: la dentición de los marsupiales es generalizada (fórmula dentaria: I/i 5/4, C/c 1/1, P/p 3/3, M/m 4/4 = 50 dientes en total) con el último premolar como único diente deciduo. La plataforma estilar en los molares superiores está bien desarrollada y el hipoconúlido en los molares inferiores está casi “pegado” al entocónido.

*Postcráneo*: la característica más conspicua es la presencia de hueso epipúbico (también presente en monotremas y algunos grupos mesozoicos), el que es común a ambos sexos. Las extremidades son pentadáctilas y pueden ser sindáctilos. Pueden ser plantígrados o digitígrados y, en las formas arborícolas, el pulgar es generalmente oponible.

*Aparato reproductor*: las hembras tienen un tracto reproductivo bifurcado, con dos canales vaginales laterales, un canal vaginal central y un útero doble. Las mamas varían en número desde 2 a 27. Son ovovivíparos, con placentas coriovitelines o alantocoriales. Cuando está presente, el marsupio se ubica en la cara ventral del abdomen de las hembras y puede abrirse hacia delante o hacia atrás de acuerdo a los hábitos locomotores de la especie. En los machos, el extremo del pene es bífido, no presentan hueso peniano y el escroto es anterior al pene.



## TAMAÑO CORPORAL

El tamaño corporal es una medida de las dimensiones espaciales de un organismo y es, además, uno de los atributos más importantes de una entidad biológica. El tamaño corporal puede medirse de diversas formas y utilizando diferentes magnitudes físicas; una de ellas es midiendo la masa corporal. Siguiendo a Smith y Jungers (1997) se destaca la diferencia que existe entre los términos “masa corporal” y “peso”. La masa corporal es una magnitud física cuya unidad de medición es el kilogramo. El peso es otra magnitud física, una fuerza, que está definida como la masa de un objeto por la aceleración de la gravedad y su unidad de medida es el Newton o kilogramo fuerza. En el caso del estudio biológico del tamaño corporal, la magnitud analizada es la masa corporal y se mide en kilogramos.

La masa corporal de un organismo se incrementa al cubo de sus dimensiones lineales, mientras que la superficie del mismo se incrementa al cuadrado de sus dimensiones lineales. Como consecuencia, un organismo pequeño tiene una relación superficie-volumen mayor que la de un organismo de tamaño grande. Esto está directamente relacionado al intercambio de calor con el ambiente: un animal pequeño debe hacer frente a una pérdida potencial de calor relativamente mayor que uno grande. El gran potencial para la pérdida de calor en un mamífero pequeño implica que la alimentación debe estar en favor de las adaptaciones a un nivel trófico en el cual el retorno de energía sea máximo, a la vez que el tiempo requerido para la adquisición del alimento (expendio de energía) sea mínimo (Eisenberg, 1981). Tanto la morfología como la fisiología de un animal son el resultado de la selección natural que favorece la adquisición efectiva de energía procedente de los alimentos a la vez que se intenta evitar el convertirse uno mismo en alimento (Randall et al. 1997). La relación superficie-volumen es la causa por la cual los mamíferos pequeños, en líneas generales, prefieren alimentos ricos en nutrientes como semillas, frutos, nueces, raíces y tubérculos, mientras que los de tamaño grande son capaces de ingerir alimentos de baja digestibilidad como las pasturas, ricas en carbohidratos estructurales. El tamaño corporal es, en síntesis, una de las características físicas más importantes que afectan la fisiología de un animal (Randall et al. 1997).

Para comprender los efectos de escala sobre el metabolismo de un mamífero es necesario delimitar este término. En su sentido amplio, el metabolismo incluye a todas las reacciones químicas que ocurren en un organismo (Randall et al. 1997). Las tasas a las que ocurren estas reacciones están en función de la temperatura corporal debido a la dependencia térmica de las reacciones enzimáticas. En tal sentido, las temperaturas corporales bajas excluyen tasas metabólicas elevadas. De la misma manera, las tasas metabólicas altas con sus elevadas tasas de producción de calor, pueden provocar sobrecalentamiento y pérdida de la función tisular (Randall et al. 1997). La ventaja o desventaja selectiva para una u otra tasa metabólica está determinada por el ambiente; así, las altas tasas metabólicas en climas cálidos podrían tener efectos deletéreos sobre el animal. En última instancia, el factor más importante es la temperatura corporal que regula el intercambio de calor con el medio así como las funciones metabólicas básicas. El calor metabólico producido mayormente por las reacciones exergónicas actúa como catalizador para toda una batería de reacciones cuya velocidad depende de la

temperatura. La producción de calor metabólico constituye la casi totalidad del gasto energético del animal.

Una manera de medir el metabolismo es mediante el cálculo de tasas metabólicas. La tasa metabólica es una medida de la conversión a calor de la energía química por unidad de tiempo (Randall et al. 1997). Desde el punto de vista de la transferencia de calor, la tasa metabólica es igual a la tasa de captación de energía química menos la tasa de pérdida de energía química. Dependiendo del estado de actividad del animal, los fisiólogos definen varias tasas metabólicas (tasa metabólica basal, tasa metabólica máxima, tasa metabólica absoluta etc.), de las cuales la tasa metabólica basal es la más utilizada para llevar a cabo comparaciones interespecíficas.

La tasa metabólica basal (TMB) se mide en condiciones de reposo y de mínimo estrés ambiental. La misma es equivalente al consumo de oxígeno en un ciclo de 24 horas, durante un período postabsortivo, de inactividad, en animales que no estén reproduciendo y a temperaturas ambientales dentro de la zona termoneutral (Rezende et al., 2004). La TMB mide la producción de calor metabólico y es una medida indirecta de la temperatura corporal de una especie; constituye un factor muy importante del que dependen una variedad de otros parámetros de la historia de vida de un animal. Dado que la misma mide la producción de calor interno, tiene implicancias en la capacidad de aclimatación al frío o al calor de una especie dada. En líneas generales, la TMB está correlacionada con la tasa metabólica máxima, el expendio de energía y con la tasa de reproducción (McNab, 2005).

Los cambios de escala tienen grandes efectos sobre las tasas metabólicas porque afectan los requerimientos respiratorios así como también la relación superficie-volumen y, con ella, la transferencia de calor al medio. En los mamíferos, la TMB está determinada por la masa corporal en un 96 % (McNab, 2008); el restante 4% es el efecto de la interacción entre la masa corporal y variables externas (dieta, temperatura ambiental, precipitaciones, altitud, etc.). Sin embargo, la variación en las temperaturas ambientales puede favorecer una selección variable sobre la TMB en al menos dos vías (Rezende et al. 2004): (1) las altas temperaturas ambientales podrían inducir bajas TMB para evitar el sobrecalentamiento y favorecer la conservación de la energía y el agua; (2) por el contrario, las bajas temperaturas ambientales favorecerían altas TMB para mantener las habilidades termoregulatorias. Estas variaciones en las TMB parecen responder a compensaciones térmicas evolutivas, esto es, que los organismos responden a un cambio en las temperaturas ambientales para mantener sus capacidades fisiológicas (Clarke, 2003). Retomando el efecto de escala sobre la TMB, es interesante notar aquí que los pequeños endotermos parecen mostrar adaptaciones metabólicas más pronunciadas que los grandes endotermos en respuesta a las variaciones térmicas ambientales (Rezende et al. 2004).

Existen algunas diferencias metabólicas entre los marsupiales y los placentarios, lo que tiene consecuencias directas sobre la ecología de los mismos. En los párrafos siguientes se sintetizan los aspectos metabólicos más importantes por los cuales los marsupiales se distinguen de los restantes mamíferos.

## TEMPERATURAS CORPORALES Y TASAS METABÓLICAS

Los marsupiales poseen una temperatura corporal promedio de 35.5 °C, la cual es 2.5 °C menor que aquella de los placentarios (Tyndale-Biscoe, 2005). Esta diferencia en la temperatura corporal tiene consecuencias sobre el metabolismo que son visibles a nivel de las tasas metabólicas basales. Los marsupiales poseen una TMB un 30% más baja que la de los placentarios (Tyndale-Biscoe, 2005). Como se mencionó previamente, el efecto de escala explica un 96 % de la variación en la TMB de los mamíferos (McNab, 2008); sin embargo, no es la masa corporal la responsable única de la diferencia en la TMB de los marsupiales con respecto a los placentarios (Lee y Cockburn, 1985; McNab, 1986a). Según McNab (2008) son muchos los factores que influyen sobre la TMB, incluidos la masa corporal, la dieta, el clima y la locomoción y, debido a que estos factores se desarrollan de manera desigual en los distintos grupos taxonómicos, la TMB está indirectamente correlacionada con la filogenia.

Las bajas TMB en los marsupiales están reflejadas en una serie de funciones fisiológicas como la frecuencia cardíaca y los requerimientos de nitrógeno (Tyndale-Biscoe, 2005), más bajos que los de los placentarios. Esto se traduce en una menor necesidad de nutrientes y recambio de agua por parte de un marsupial con respecto a un placentario de la misma masa corporal. Frente a condiciones ambientales extremas, este tipo de metabolismo puede significar una ventaja selectiva. McNab (2005) establece la falta de correlación entre la TMB de marsupiales con respecto a la tasa de reproducción. Esto refleja la estrategia evolutiva de los marsupiales de invertir mínima energía en el desarrollo embrionario y otorgar el mayor esfuerzo a la lactancia (Lee y Cockburn, 1985). En condiciones ambientales favorables y climas predecibles, los placentarios con altas TMB tienen una ventaja selectiva frente a los marsupiales dado que traducen su mayor metabolismo en una elevada tasa de reproducción. Sin embargo, frente a climas impredecibles y hostiles, la posesión de una TMB baja puede significar una ventaja selectiva (Tyndale-Biscoe, 2005). Es decir que el desacople existente entre la reproducción y las bajas TMB les permiten a los marsupiales enfrentar condiciones climáticas más extremas, como la falta de agua, durante un lapso de tiempo mayor que el soportado por un placentario, ya que sus requerimientos energéticos son menores. Esto se ve reflejado en el nulo incremento de la tasa metabólica y el expendio de agua durante la gestación y los inicios de la lactancia en muchas especies de marsupiales. En los canguros del desierto este hecho se relaciona con la adaptación a la vida en un ambiente donde los recursos limitantes son el alimento y el agua (Green, 1997). No es sino hasta la etapa final de la lactancia cuando se observan cambios en el metabolismo energético de la madre marsupial. Estos cambios están relacionados con la composición de la leche, la cual deja de ser diluida para pasar a ser densa, rica en lípidos y proteínas hacia las fases 2 y 3 de la lactancia (Green, 1997; Shaw, 2006). El enriquecimiento de la leche se debe a que la cría ha alcanzado la endotermia y por lo tanto sus requerimientos energéticos aumentan (Krockenberger, 2006; Shaw, 2006).

## AMBIENTACIÓN Y ESTRATEGIAS METABÓLICAS

La adaptación de un endotermo homeotermo a los diversos medios ambientales está determinada fundamentalmente por su capacidad de regular la temperatura corporal y mantenerla dentro de límites

estrechos. Los mecanismos utilizados en la regulación de la temperatura son de tipo fisiológico o comportamental y ambos están regidos por las leyes físicas de intercambio calórico. Los animales pueden perder calor mediante los procesos de conducción, convección, radiación y evaporación (Figura 7.1). Todos ellos afectan la conductancia térmica del animal, el que constituye uno de los puntos de control más importantes de la regulación de la temperatura (Scholander, 1950). Algunas modificaciones de la conductancia térmica incluyen respuestas vasomotoras, cambios posturales y respuestas pilomotoras (Randall et al. 1997).

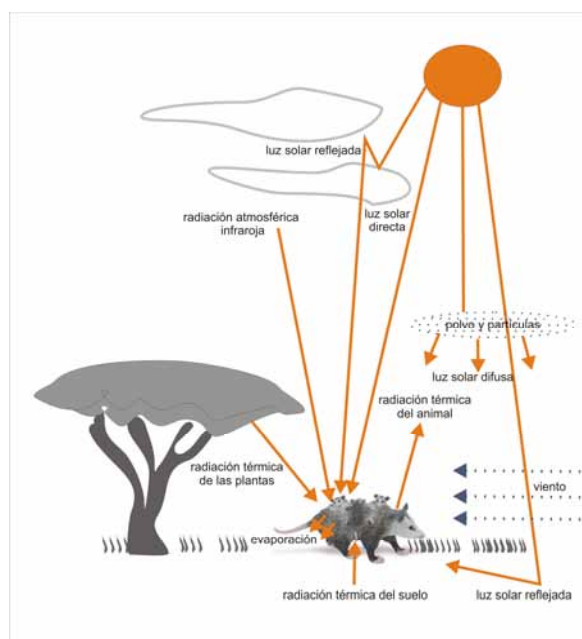


Figura 7.1. Intercambio de calor entre un animal y su medio (modificado de Randall et al. 1997)

Cuando el acomodamiento comportamental de la conductancia térmica no es suficiente, la temperatura corporal del animal puede superar la temperatura crítica superior (o inferior en la exposición al frío) y el animal deberá realizar un gasto energético regulando fisiológicamente la temperatura del cuerpo (regulación metabólica). Los límites superior e inferior de la temperatura corporal determinan la zona de termoneutralidad, que es el rango de temperaturas ambientales en el cual un homeotermo no necesita gastar energía para mantener constante la temperatura corporal (Randall et al. 1997).

Los endotermos utilizan varias estrategias fisiológicas para adaptarse a un clima determinado. Estas estrategias dependen de las temperaturas ambientales a las que el organismo se tiene que adaptar. Cuando las temperaturas ambientales son iguales o superiores a las del cuerpo, el animal tiene que perder calor necesariamente porque el gradiente térmico favorece el recalentamiento. La única manera que el animal tiene de perder calor cuando se ha superado la temperatura crítica superior es mediante evaporación de agua sobre la superficie corporal. Cuando las temperaturas ambientales son menores a la crítica inferior el animal debe generar calor mediante el metabolismo (zona de regulación metabólica). Las respuestas al frío incluyen la termogénesis por tiriteo, la termogénesis sin tiriteo, el torpor y la

hibernación (estas última se dan también en respuesta a la escasez de agua y alimentos en ambientes áridos).

La termogénesis por tiriteo (ST: *shivering thermogenesis* en inglés) hace referencia a la producción de calor por contracción muscular sin movimiento efectivo. En el tiriteo el sistema nervioso activa grupos de músculos esqueléticos antagonistas que al no estar sincronizados y oponerse mutuamente no producen trabajo mecánico de manera tal que la energía química liberada en la contracción muscular se convierte en calor (Randall et al., 1997).

La termogénesis sin tiriteo (NST: *non shivering thermogenesis* en inglés) implica la activación del metabolismo de las grasas en todo el cuerpo. La hidrólisis y oxidación de las grasas genera mucha energía que no se utiliza en la síntesis de ATP y por lo tanto se libera en forma de calor (Randall et al. 1997). Algunos mamíferos presentan un tipo de grasa especial en algunas regiones del cuerpo denominada grasa parda. La grasa parda es un tejido adiposo que contiene un número muy elevado de mitocondrias, está muy vascularizado y contiene una batería enzimática especializada en el metabolismo lipídico que lo capacita para acortar los pasos metabólicos en la hidrólisis de las grasas. El enorme calor generado durante el metabolismo de las grasas es transportado rápidamente al resto del cuerpo mediante la circulación sanguínea, generando un incremento de la temperatura corporal.

El torpor hace referencia a una reducción de la temperatura corporal controlada fisiológicamente. Esta disminución térmica es diaria y, dependiendo de la especie, puede caer hasta alrededor de los 18 °C y en algunos casos hasta los 10°C (Geiser, 2001). Durante el torpor el animal se “duerme” y la tasa metabólica disminuye en promedio un 30 % respecto de la TMB aunque este valor es dependiente del tamaño corporal del animal y puede llegar al 10-20% (Warnecke et al. 2007). En cada evento de torpor el animal puede reducir el expendio de energía entre un 10 y un 50% respecto del expendio normal.

La hibernación es también un evento de disminución de la temperatura corporal, controlado fisiológicamente pero a diferencia del torpor diario; puede durar desde semanas hasta meses. Las temperaturas caen hasta los 5 °C, y las tasas metabólicas hasta un 5% e incluso 1% respecto de un animal activo. Los hibernadores acumulan reservas de grasa previamente al período de hibernación (Geiser, 2001). Estas reservas son utilizadas para los breves despertares que ocurren periódicamente y en los cuales se normaliza la actividad termoregulatoria y la temperatura sube hasta niveles normales. Estos despertares duran normalmente menos de un día y el requerimiento energético para llevarlos a cabo es muy alto. Los mamíferos hibernadores son de tamaños pequeños, entre los 10 g y los 1000 g, con la mediana en los 85 g (Geiser y Ruf, 1995).

Tanto la hibernación como el torpor ocurren en respuesta a la disminución de la temperatura ambiental para disminuir el gradiente térmico entre el cuerpo y medio circundante. La diferencia entre el torpor diario y la hibernación reside en la inhibición de la actividad metabólica durante la hibernación que no se da u ocurre con mucha menor intensidad en el torpor diario (Geiser, 2001). La utilización de estas estrategias tiene una desventaja relacionada con el alto costo energético de los despertares con

respecto a la energía salvada o ahorrada durante el evento de torpor, esta desventaja es particularmente notable en los eventos de torpor diario (Warnecke et al., 2007).

Los marsupiales hacen uso de todas las estrategias antes mencionadas para aclimatarse a las distintas condiciones ambientales. Con respecto a la termogénesis por hidrólisis lipídica, los marsupiales no tienen grasa parda de modo que la NST se restringe a la hidrólisis de grasas normales. La NST es utilizada conjuntamente con los eventos de hibernación durante la hidrólisis de las grasas almacenadas para los despertares.

Entre los marsupiales que utilizan el torpor diario (véase Geiser, 1994, 2001) cabe mencionar a *Sminthopsis crassicaudata*, un dasiúrido australiano particularmente notable en el modo de despertar de la torpidez. Este pequeño marsupial, de 10 g de masa corporal, emerge de las grietas en las cuales se acomodó durante el torpor con una temperatura corporal de 14°C. Posteriormente se desplaza hacia algún lugar con abundante radiación solar y utiliza el recalentamiento pasivo para recuperar su estado termoregulatorio normal. El desplazamiento se lleva a cabo aun en estado de torpidez y, de esta manera, se disminuye el alto costo energético del despertar porque el animal no produce calor metabólico (Geiser y Drury, 2003; Warnecke et al. 2007). Entre los marsupiales australianos hibernadores se pueden citar a *Burramys parvus* (Körtner y Geiser, 1998) y *Acrobates pigmaeus* (Geiser y Ferguson, 2001) entre otros.

De los tres ordenes de marsupiales sudamericanos vivientes, dos de ellos, Microbiotheria y Didelphimorphia, incluyen especies capaces de entrar en hibernación o torpor diario. El monito del monte, *Dromiciops gliroides* (Microbiotheria), muestra una capacidad de hibernar o entrar en torpor diario de acuerdo a las condiciones ambientales. Ante la falta de alimento y las bajas temperaturas ambientales *Dromiciops* entra espontáneamente en torpor y, si las temperaturas continúan bajando, la longitud del torpor aumenta. El torpor en esta especie, y en los marsupiales en general, parece ser una respuesta oportunista a las condiciones bióticas y abióticas impredecibles que le permite manejar sus presupuestos energéticos y balances de masa corporal de un modo muy flexible (Bozinovic et al., 2004). Una característica notable del metabolismo energético de *Dromiciops* es que el mismo es similar al de los marsupiales australianos, lo cual refuerza la hipótesis de la pertenencia de los Microbiotheria al clado de los Asutridelphia (véase el Capítulo 5). En el caso de los Didelphimorphia, los estudios del metabolismo energético de *Thylamys elegans* muestran que el mismo entra en torpor diario ante la falta de alimento de manera facultativa. A diferencia de *Dromiciops*, *Thylamys* tiene una capacidad termoregulatoria elevada y superior al estándar para un marsupial; esto se debe a la combinación de una alta TMB y una conductancia térmica muy baja, lo que le otorga una mayor eficiencia en la conservación del calor (Bozinovic et al., 2005). *Thylamys* no es un hibernador; sólo tiene la capacidad de entrar en torpor diario frente a la escasez de alimento, lo cual le confiere una notable ventaja en un hábitat donde varían estacionalmente la disponibilidad de agua y comida. Cuando las reservas de alimento son suficientes, los animales evitan en lo posible el uso del torpor debido al costo metabólico de los despertares (Humphries et al., 2003).

## TASAS METABÓLICAS Y DIETAS

Aunque la masa corporal es el mayor condicionante de las tasas metabólicas basales (McNab, 1986a, 1986b, 2005, 2008) la variación residual en la misma es explicada por factores externos entre los cuales el más importante es la dieta (McNab, 2008). En este sentido, McNab (1986b) divide los hábitos tróficos de los mamíferos en dos categorías mayores: aquellos que poseen tasas basales superiores al promedio (excluyendo a los menores a 100 g) y aquellos que poseen masas inferiores al mismo. Entre los primeros se encuentran los herbívoros pastadores y los carnívoros mientras que entre los segundos se hallan los frugívoros, los folívoros y los insectívoros (con masas superiores a 100 g). La tabla 7.1 muestra las principales categorías tróficas utilizadas por los mamíferos y su posición respecto del promedio de tasas metabólicas basales.

<b>Dieta</b>	<b>TMB respecto del promedio para mamíferos</b>
Carnivoría	Alta
Insectivoría	Baja (> 100 g) Alta (< 100 g)
Herbivoría (pastadores)	Alta
Folivoría	Baja (> 100 g) Alta (< 100 g)
Frugivoría	Baja (exceptuando quirópteros)
Granivoría	Alta (consumidores de semillas grandes y nueces) Baja (consumidores de semillas pequeñas)

*Tabla 7.1 Caracterización de las dietas en función del metabolismo basal en los mamíferos (Fuente: McNab, 1986 a y b)*

## REPRODUCCIÓN Y LACTANCIA

Una de las diferencias más notables entre la reproducción de los euterios y aquella de los metaterios es el tamaño de la cría al nacer. Las crías de marsupiales nacen con un peso que nunca supera el 1% de la masa corporal de la madre (Russell et al., 1989) y con un grado de desarrollo completamente distinto al de los euterios. Debido a brevedad de la gestación intrauterina, los recién nacidos alcanzan precozmente la funcionalidad de algunos órganos. Ellos nacen con la cabeza, la cintura escapular y los miembros anteriores bien desarrollados, mientras que los posteriores, la cintura pélvica y la cola están apenas insinuados. Las crías tienen los ojos cerrados pero las narinas se encuentran abiertas. La boca y la lengua están bien desarrolladas y los vasos sanguíneos subcutáneos son prominentes. El sistema digestivo y la musculatura de los miembros anteriores y cintura escapular son completamente funcionales (Russell et al., 1989). La precocidad en el desarrollo de estos órganos le permite a la cría alcanzar el marsupio y aferrarse al pezón sin ayuda alguna, incluso para respirar (Tyndale-Biscoe, 2005).

La diapausa embriónica es una característica remarcable de la reproducción en algunas especies de canguros. Tales especies tienen la capacidad de ovular unas horas más tarde de producido el parto y, por lo tanto, se encuentran fértiles y pueden ser potencialmente fecundadas. Si la fecundación ocurre, el embrión alcanza a desarrollarse sólo hasta el estadio de blastocisto, debido a una inhibición hormonal generada por la presencia del recién nacido en el marsupio. La prolactina que estimula la producción de leche en las glándulas mamarias para abastecer al lactante, genera una inhibición del cuerpo lúteo, el

cual deja de sintetizar progesterona y de este modo se interrumpe el desarrollo embrionario. Esta interrupción se extiende hasta que disminuye la concentración de prolactina hacia el momento del destete (Shaw, 2006). Esta capacidad de mantener un embrión latente mientras se amamanta al lactante parece ser una adaptación a la vida en ambientes rigurosos, en los cuales las condiciones ambientales pueden inducir la pérdida de la cría y de este modo se reactiva (por la disminución de la prolactina) el desarrollo del siguiente embrión, que cursará un período de gestación promedio de 30 días (Tyndale-Biscoe, 1987). Por esta vía la especie se asegura una cría viable por ciclo reproductivo.

El tiempo promedio de gestación varía entre las distintas especies, aunque va desde los 12 días en *Isoodon obesulus* hasta los 36 días en *Macropus giganteus* (Tyndale-Biscoe, 1987). El momento del parto está generalmente sincronizado con la mayor disponibilidad de alimento, debido a que las hembras de los marsupiales realizan la mayor inversión energética durante la lactancia (Lee y Cokburn, 1985). La mayoría de las especies de marsupiales son polióestricas, aunque se conocen algunas especies verdaderamente monoéstricas como las de los géneros *Antechinus* y *Phascogale* (Tyndale-Biscoe, 1987). Muchas especies son polióestricas pero dan sólo una camada por año; no obstante, en caso de que la misma no sobreviva por causas ambientales tienen la capacidad de reproducir dos veces en el año (Tyndale-Biscoe, 1987, 2005).

La inversión de energía que la madre realiza durante la lactancia se ve reflejada en el aumento del metabolismo en relación con la calidad nutricional de la leche (Green, 1997). La lactancia en marsupiales, a diferencia de la de los euterios, está dividida en tres fases de acuerdo a la composición de la leche. La primera fase comienza momentos antes del nacimiento de la cría y constituye la preparación para la lactancia. En esta etapa la leche es un fluido claro mediante el cual la madre le transfiere a la cría proteínas y, especialmente, anticuerpos, los que lo protegen de las agresiones bacterianas. La segunda fase, que no ocurre en los euterios, está caracterizada por un incremento en la cantidad de lípidos principalmente, como también de las proteínas, las que aumentan levemente. La tercera fase está caracterizada por una leche rica en lípidos y proteínas específicas de la lactancia (Krockenberger, 2006; Shaw, 2006). Un rasgo notable de la lactancia en especies de canguros que exhiben diapausa embriónica es la capacidad de la glándula mamaria de secretar dos tipos de leche en un mismo momento. De este modo, la cría próxima al destete succiona de un pezón una leche en fase 3 mientras que la cría recién nacida succiona en otro pezón una leche en fase 1 (Shaw, 2006).

Como se mencionó previamente, la inversión materna en la lactancia se traduce en una tasa metabólica y un consumo de alimentos de la madre incrementados durante las fases finales del período de lactación (Tyndale-Biscoe, 1987; Green, 1997). Esta inversión materna es mayor en las especies pequeñas que generalmente son más prolíficas. En líneas generales, la mayoría de los parámetros reproductivos son invariablemente elevados en estas especies, lo cual se traduce en un costo reproductivo notablemente alto en relación a las especies de mayor tamaño que paren sólo una cría (Tyndale-Biscoe, 1987). Esta inversión asegura la supervivencia de la camada en ambientes que suelen ser impredecibles en cuanto la disponibilidad de agua y alimentos.



## CAPÍTULO 8- NUTRICIÓN EN MARSUPIALES

### EL NICHOS TRÓFICO Y LA DEFINICIÓN DE CATEGORÍAS ALIMENTARIAS

El término “dieta” hace referencia a la cantidad y tipo de alimento consumido por un animal. A pesar su significado simple, el concepto de dieta de una especie ha sido y sigue siendo tema de discusión entre los ecólogos. El principal problema radica en la asignación de categorías alimentarias. El sistema de clasificación de los organismos de acuerdo a su alimentación es impreciso a la hora de definir los límites que separan las diversas categorías, ya que no existe un consenso explícito acerca de cuáles son los criterios que se deben utilizar para demarcar cada categoría. Dichos límites son difusos y esto en parte se debe a la naturaleza misma del problema considerado. Muchos animales se alimentan en un rango de recursos muy variables seleccionando distintos alimentos en distintas ocasiones. Una de las maneras consensuadas de determinar la dieta de un animal es utilizar el alimento ingerido en mayor proporción para clasificar al mismo en una categoría trófica. Así por ejemplo, la comadreja colorada (*Lutreolina crassicaudata*) puede alimentarse de materia vegetal y animal, pero en estudios experimentales de selección de dieta ha mostrado una preferencia unívoca por los items de origen animal (Astúa de Moraes et al. (2003). De manera que la categoría trófica que mejor describe la estrategia alimentaria de *Lutreolina* es la carnivoría.

Hume (1999) introduce el concepto de “nicho nutricional” para abordar el tema de las adaptaciones tróficas de un animal. El nicho nutricional tiene dos componentes: 1) las necesidades en términos de energía y requerimientos de nutrientes y 2) el modo en el que el animal satisface esas necesidades (Hume, 2002). Respecto del primer componente y de manera análoga al concepto de Hutchinson 1957 de “nicho ecológico”, el nicho nutricional de una especie está constituido por un nicho fundamental y uno realizado. El primero se refiere al rango de concentraciones de nutrientes entre el mínimo necesario para sobrevivir y el máximo tolerado por la especie. El segundo se refiere al rango efectivamente utilizado que proviene de una contracción o una expansión del nicho fundamental debida a la interacción con otras especies de animales. Respecto del segundo componente del nicho nutricional, la vía mediante la cual el animal extrae del medio los nutrientes determina sus estrategias digestivas y de forrajeo. La noción de nicho nutricional evidencia la dinámica de la selección de alimento; las tradicionalmente denominadas categorías tróficas son vistas como estrategias adoptadas por una especie, dependiendo de las condiciones bióticas y abióticas imperantes en un tiempo y espacio dados.

Sintéticamente, para caracterizar el nicho nutricional de una especie se deben tener en cuenta no sólo los alimentos que la misma consume sino también las estrategias digestivas adoptadas. Estas dos variables se deben considerar a la hora de establecer categorías alimentarias. En el caso de los taxones extintos solamente se pueden inferir algunos aspectos de la primera componente del nicho nutricional (necesidades energéticas y nutricionales), lo cual no implica que la segunda componente no haya sido un factor igualmente importante en la configuración del nicho nutricional de la especie extinta. En tal sentido, es importante generar un esquema de clasificación alimentario que tenga su correlato con

taxones vivientes para evitar confusiones derivadas del uso de distintas terminologías, sobre todo porque en paleoecología las comparaciones con especies vivientes constituyen una herramienta fundamental.

### CLASIFICACIÓN DE LOS ALIMENTOS

Los alimentos se pueden clasificar de acuerdo a su origen (vegetales, animales, hongos), de acuerdo a su composición química (proteínas, carbohidratos, lípidos) o, como se verá más adelante, de acuerdo a sus propiedades mecánicas (duros y quebradizos, turgentes, blandos y fibrosos). En este sentido, la caracterización del nicho nutricional puede llevarse a cabo mediante el uso de cualquiera de las clasificaciones. Sin embargo, la composición química refleja más precisamente los requerimientos nutricionales de la especie. Por ejemplo, dentro del amplio rango de los alimentos de origen vegetal se encuentran algunos con alto contenido proteico y lipídico (frutos y flores) y otros con elevados contenidos de fibras (hojas de arbustos y hierbas). Las calidades nutricionales de las plantas y los animales son completamente diferentes debido a la diferencia en su composición química. Por ejemplo, la relación entre el contenido de carbono y de nitrógeno es de 40:1 en las plantas, mientras que en los animales es de 10:1 (Begon et al., 2005). Esto se debe al elevado contenido de carbohidratos estructurales presentes en las plantas que funcionan como una trampa de carbono, los cuales están ausentes en la materia animal. Del mismo modo, la calidad nutricional varía dentro de cada categoría. Las distintas partes de una planta tienen diferencias estructurales y químicas que las hacen muy disímiles entre sí. Por ejemplo, en el caso de las plantas, los tubérculos y las frutas tienen porcentajes más altos de carbohidratos, mientras que las semillas están mayormente compuestas por grasas. Las hojas y tallos tienen un alto contenido de carbohidratos y fibras en relación al resto de los componentes de una planta. Las cortezas y madera de plantas leñosas están compuestas en mayor proporción por xilanos (Begon et al., 2005). Las estrategias digestivas adoptadas por cada especie están en relación directa con la composición química del alimento que esta consume y se esto se ve reflejado en la morfología y funcionalidad de los sistemas involucrados tanto en la ingestión (mecánica: el aparato masticatorio) como en la digestión (química: el tracto digestivo).

### ESTRATEGIAS DIGESTIVAS

Las estrategias digestivas adoptadas por los mamíferos pueden dividirse en cuatro grandes grupos (Hume, 2002). Estas agrupaciones están basadas principalmente en el tipo de reactor químico que cada tracto digestivo representa y en el tiempo de retención del alimento dentro del mismo. Este último parámetro está condicionado por el grado de digestibilidad del alimento consumido (Hume, 1999). Cada una de las estrategias digestivas sintetizadas a continuación comprende los rasgos morfológicos y funcionales más importantes que determinan el segundo componente del nicho nutricional de una especie dada; todas ellas están representadas entre los marsupiales vivientes (véase Hume, 1999).

*Carnívoros:* La carnivoría, desde el punto de vista de la composición química, incluye aquellos alimentos que contienen proteína animal, grasa animal y minerales. Las enzimas requeridas para digerir estos compuestos están presentes en el tracto digestivo de los vertebrados. En cuanto a la morfología de

su tracto digestivo, los carnívoros tienen estómagos simples, sin divertículos, que pueden expandirse para acomodar grandes partículas de alimento (Hume, 2002). El intestino delgado es corto pero es, sin embargo, la porción más extensa del tracto digestivo en la mayoría de las especies. El intestino grueso es corto, con un ciego pequeño cuando está presente y un colon también corto y ancho, no saculado. En los marsupiales carnívoros el ciego está ausente (Hume, 2002). La morfología del tracto digestivo de los carnívoros está bien representada por el tipo de reactor químico más simple, en el que el ingreso y egreso de las partículas de alimento ocurren en pulsos, por una misma apertura y en el que la composición química cambia con el tiempo (Hume, 1999). El tiempo de retención de la digesta es corto porque, a pesar de consumir elementos de baja digestibilidad (hueso, exoesqueleto de insectos), los mismos suelen ser eliminados por regurgitación y el alimento es de alta digestibilidad (Hume, 2002). El principal sitio de retención del alimento es el estómago y el tiempo medio de retención aumenta con el tamaño corporal de la especie.

En la estrategia digestiva de los carnívoros se incluyen todas aquellas especies que consumen alimentos ricos en proteína animal (*e.g.* vertebrados, insectos, otros invertebrados). Entre los marsupiales sudamericanos vivos se puede citar como especies carnívoras a *Lutreolina crassicaudata* y *Caenolestes fuliginosus* (Hume, 1999, 2006); entre los australianos, se cuenta dentro de esta categoría a la mayoría de las especies de la familia Dasyuridae.

*Omnívoros:* El tracto digestivo de los omnívoros está adaptado al consumo de materiales de composición química mixta, tanto proteína animal como materia vegetal y hongos. Las enzimas requeridas para digerir carbohidratos estructurales (celulosa y hemicelulosa) y lignina (constituyentes de las fibras vegetales), no son sintetizadas por los vertebrados. Para hacer uso de este recurso, los mismos necesitan de cámaras de fermentación microbiana que, en el caso de los omnívoros, se constituyen en el ciego posterior. La morfología del tracto digestivo se caracteriza por una longitud y complejidad mayor que en el caso de los carnívoros; esto refleja el pasaje más lento de la digesta a través del tracto (Hume, 2002). El principal sitio de retención de la digesta es el ciego posterior, donde tiene lugar la fermentación bacteriana que produce cadenas de ácidos grasos cortos, vitaminas y proteínas microbianas. El tiempo medio de retención de la digesta depende de la dieta: es corto en aquellas con un alto contenido de fibras y largo en aquellas con bajo contenido de fibra (Hume, 2002).

El tracto digestivo de *Isoodon macroura*, un pequeño marsupial australiano, ejemplifica la estrategia digestiva de los omnívoros. En esta especie, el intestino delgado ocupa el 63 % de la longitud total del tracto, el ciego posterior es de tamaño moderado (7%) y el colon es corto (26%) (Hume, 1999, 2006). La mayor fermentación bacteriana ocurre en el ciego posterior y el colon proximal, donde además se retiene la digesta. Los *bandicoots* tienen así la capacidad de regular el tiempo de retención de la digesta como una adaptación a la vida en ambientes impredecibles (Hume, 1999, 2006).

Los marsupiales omnívoros incluyen a muchas “comadreas” sudamericanas de la familia Didelphidae, a los *bandicoots* australianos (Peramelemorphia: Peramelidae y Peroryctidae), así como también a numerosos *possums* y *gliders* (Diprotodontia: Phalangeriformes).

*Herbívoros*: La herbivoría es por definición una categoría alimentaria basada en la explotación de materia vegetal mediante la fermentación microbiana de las fibras vegetales (Feldhamer et al., 2004). Sin embargo, las plantas incluyen un espectro amplio de composiciones químicas, entre las cuales se encuentran las proteínas y lípidos de origen vegetal que no requieren de fermentación bacteriana para ser digeridas por un mamífero. De modo que la definición de herbivoría debe ser mucho más amplia que la mencionada previamente (véase Hume, 2002). Aquí se describen las estrategias digestivas de los marsupiales consumidores de fibra vegetal de acuerdo a la posición relativa de la cámara de fermentación microbiana.

*-Fermentadores anteriores*: en esta estrategia se incluyen los canguros y los *wallabies* (Hume, 1999; 2006). La cámara de fermentación microbiana está ubicada en una expansión anterior del estómago. Este tipo de digestión tiene una ventaja sobre la fermentación posterior, ya que las células microbianas producidas en el estómago anterior son digeridas en el intestino delgado, aprovechándose así su alto contenido de aminoácidos y vitaminas (Hume, 2006). Algunos fermentadores posteriores utilizan este recurso mediante la coprofagia. Con el aprovechamiento de las células bacterianas se equilibra el balance nutricional debido a la baja calidad del alimento (hierbas).

Existe una separación de nichos en función del tamaño corporal dentro del gremio de los fermentadores anteriores. Las especies grandes (pastadoras) aprovechan los recursos herbáceos ricos en carbohidratos estructurales y lignina, mientras que las de menor tamaño (ramoneadoras) consumen las hojas de arbustos que tienen menor contenido de fibra. Este se ve reflejado en la morfología de su tracto digestivo, teniendo los canguros pastadores la porción tubular del estómago anterior más desarrollada, mientras que los ramoneadores presentan la porción sacciforme con mayores dimensiones. Esto se relaciona con la velocidad de pasaje de la digesta, la cual es rápida en los estómagos tubulares y lenta en aquellos que presentan mayores constricciones. Al estómago anterior le sigue una porción (estómago posterior) donde actúan los ácidos clorhídricos y las pepsinas. El intestino delgado es corto en relación a otros herbívoros, representando el 9% o 10% del largo total del tracto digestivo (Hume, 1999). El intestino grueso consta de un ciego y un colon proximal ensanchados, los que tienen cierta capacidad fermentativa pero no influyen en el balance nutricional (Hume, 2006).

*-Fermentadores posteriores*. De acuerdo al órgano involucrado en la fermentación, se dividen en fermentadores colónicos y cecales (Hume, 2006). Los fermentadores colónicos, a diferencia del resto de los marsupiales, tienen reducido el intestino delgado, el cual ocupa un 36-40% del total del tracto digestivo. A expensas de esta reducción, el colon proximal y, en algunos casos, también el distal, se halla expandido debido a que el mismo funciona como cámara de fermentación y es el principal sitio de retención de la digesta. Los *wombats* (Vombatiformes: Vombatidae) son un ejemplo de fermentadores colónicos y los mismos son consumidores de gramíneas. El resultado de la fermentación bacteriana en el colon de los *wombats* son los ácidos grasos de cadena corta que son posteriormente absorbidos por

difusión pasiva en el intestino posterior (Hume, 1999, 2006). El tiempo medio de retención de la digesta en este tipo de fermentadores es extenso (Hume, 2006).

Los fermentadores cecales concentran su actividad microbiana en el ciego posterior. Entre ellos se encuentran los marsupiales estrictamente folívoros: *Phascolarctos* (Phascolarctidae) y *Petauroides* (Pseudocheiridae), así como también aquellos que ingieren adicionalmente otros tipos de alimentos como frutos y hierbas; tal es el caso de *Trichosurus* (Phalangeridae). En los dos primeros casos la fermentación ocurre en el ciego pero involucra también al colon proximal. En estas especies existe un mecanismo de separación del colon que permite concentrar la función de fermentación en el ciego de manera tal que pasen las partículas no digeribles y queden las de alta digestibilidad. Esta separación de la digesta es importante en las especies coprófagas ya que pueden consumir las heces provenientes del ciego (cecótrofas) que son altas en nutrientes y así maximizar por esa vía la extracción de energía del alimento (véase Hume, 1999, 2002, 2006). *Trichosurus*, por el contrario sólo involucra al ciego como cámara de fermentación y no hay evidencia en esta especie de una separación colónica. La imposibilidad de retener selectivamente la digesta parece ser la causa de que este marsupial folívoro no pueda ingerir exclusivamente las hojas de eucaliptos como si lo hacen *Phascolarctos cinereus* y *Petauroides volans* (Hume, 2002).

#### DEFINICIÓN DE CATEGORÍAS ALIMENTARIAS

Las categorías alimentarias más amplias utilizadas en esta tesis están basadas en la composición química del alimento. Las agrupaciones mayores (carnivoría y herbivoría) se dividen en categorías de rango menor que reflejan el origen preciso de la materia consumida. La tabla 8.1 sintetiza esta clasificación. Cada una de estas categorías tiene su correlato morfológico que permite, en el caso de los taxones extintos, asignar una alimentación probable para los mismos. En capítulos posteriores se explica la relación entre cada categoría trófica y la morfología dentaria mejor adaptada para la misma. A continuación se describen las categorías tróficas potencialmente utilizadas por los marsupiales sudamericanos durante el Paleógeno.

	Origen	Denominación
MATERIA ANIMAL	Insectos blandos (Tipo 1-2)	Insectívoros
	Insectos duros (4-5)	Insectívoros durofágos
	Vertebrados	Faunívoros Carnívoros
MATERIA VEGETAL	Exudados y flores	"Gumívoros" Nectarívoros
	Frutos blandos	Frugívoros
	Frutos duros	Frugívoros durofágos
	Semillas	Granívoros
	Hojas arbustos y arboles	Folívoros o ramoneadores "browsers"
MATERIA MIXTA	Hojas de gramíneas	Pastadores "grazers"
	Mezcla proporcional de ítems	Omnívoros

Tabla 8.1. Denominación de las categorías tróficas y su clasificación en función del origen del recurso trófico.

*Insectivoría*: aquellos mamíferos que consumen insectos y otros pequeños artrópodos son denominados insectívoros (Feldhamer et al., 2004). Los invertebrados son ricos en nutrientes de alta digestibilidad

como las grasas y las proteínas y, además, incluyen un alto contenido de agua (véase Hume, 1999: 41). Debido al carácter gregario de muchos de ellos y a que ofrecen una amplia disponibilidad, los invertebrados representan una excelente fuente de nutrientes para un mamífero ya que este no necesita invertir demasiada energía en la localización del alimento. Sin embargo, existen restricciones al consumo de los mismos que obedecen al tamaño corporal y a su incidencia en la relación costo-beneficio. Un mamífero de tamaño mediano a grande necesitaría consumir enormes cantidades de invertebrados para satisfacer sus demandas energéticas, lo cual implicaría utilizar la mayor parte de sus horas activas en la alimentación a expensas de otras actividades. Por este motivo, y salvo excepciones, los mamíferos pequeños tienden a utilizar la estrategia de la insectivoría. Desde el punto de vista de las propiedades mecánicas del exoesqueleto, los insectos se pueden agrupar en función de la dureza. Freeman (1981) clasifica a los insectos en una escala de dureza de sus exoesqueletos que va desde 1 (insectos blandos) hasta 5 (insectos duros). La tabla 8.2 especifica los distintos órdenes de invertebrados considerados por Freeman (1981).

DUREZA	TAXONES	Nombre vulgar
1	Ephemeroptera Isoptera Trichoptera Plecoptera Neuroptera Mecoptera Diptera	Efímeras Termitas Frigáneas Mosca de las piedras Crisopas, hormigas león Moscas escorpión Moscas, mosquitos, tábanos
2	Arachnida  Odonata  Homoptera Lepidoptera	Arañas  Libélulas, caballitos del diablo Chicharras, cigarras Mariposas, polillas
3	Orthoptera Scorpionida	Saltamontes, grillos Escorpiones
4	Hemiptera Hymenoptera Chilopoda Diplopoda Aeschnidae	Chinches Hormigas, abejas, abispas Cienpiés Milpies Libélulas gigantes
5	Coleoptera	Escarabajos

Tabla 8.2. Invertebrados ordenados en función de la dureza promedio del exoesqueleto (Freeman, 1981).

Entre los marsupiales sudamericanos insectívoros, se pueden citar a los Paucitubercata vivientes (las especies de los géneros *Lestoros*, *Ryncholestes* y *Caenolestes*, aunque estos últimos son considerados también faunívoros dado que suelen consumir pequeños vertebrados), al único Microbiotheria viviente *Dromiciops gliroides* (esta especie también consume frutos estacionalmente) y, entre los didélfidos, a las especies de los géneros *Thylamys*, *Marmosa*, *Monodelphis* y *Lestodelphys* (Hume, 1999).

**Carnivoría:** aunque el término hace referencia a aquellos mamíferos que se alimentan de materia animal (Feldhamer et al., 2004), algunos autores utilizan el término faunivoría para referirse a aquellos animales que predan sobre otros animales (Chivers y Langer, 1994) lo cual incluye tanto vertebrados como invertebrados (Hume, 1999). En esta tesis se prefiere utilizar el término faunivoría para aquellos mamíferos con dentición generalizada que depredan sobre vertebrados de manera preferencial. El término carnivoría se usa de manera restringida para clasificar a aquellos mamíferos que muestran una

tendencia de especialización morfológica hacia el consumo de vertebrados exclusivamente. Se utilizará el criterio de Carbone et al. (2007) para dividir a los carnívoros en pequeños y grandes. Aquí se agregará una categoría intermedia para clasificar a los carnívoros medianos. En tal sentido, aquellos que consuman presas de tamaño menor o igual al de sí mismas, y que además no superen los 2 kg de masa corporal, serán considerados pequeños carnívoros; aquellos que consuman presas de igual tamaño que sí mismos y que sean menores a 10 kg serán considerados medianos y aquellos mayores a 10 kg de masa corporal serán considerados grandes carnívoros. Con respecto a las especializaciones dentro del gremio de los carnívoros, siguiendo a Van Valkenburgh (1988) aquí se considera hipercarnívora a aquella especie cuya dieta consiste enteramente de carne de vertebrados. Esta categoría está, además, dividida en comedores de músculo y comedores de huesos. Una especie mesocarnívora es aquella cuya dieta consiste en primer lugar en carne de vertebrados, pero que incorpora otros ítems tales como insectos y otros invertebrados. Finalmente, una especie hipocarnívora es aquella cuya dieta está compuesta mayormente de ítems no-vertebrados (insectos, otros invertebrados, frutos, etc.)

A pesar de que los vertebrados son un recurso de acceso rápido a los nutrientes debido a su elevada digestibilidad (véase más arriba), la adquisición de los mismos conlleva un costo elevado dada la movilidad de las presas. Los carnívoros (a excepción de los carroñeros) son cazadores activos, y la selección de la presa está determinada fundamentalmente por la relación costo-beneficio. Es decir que, de acuerdo al tamaño del depredador y, por lo tanto, a sus requerimientos energéticos, la presa seleccionada deberá aportar la energía necesaria para satisfacer esos requerimientos y equiparar la energía gastada en la adquisición y manipulación de la misma por parte del depredador (Feldhamer et al., 2004).

*Frugivoría:* Aquellos animales que basan su dieta en las partes reproductivas de las plantas son considerados frugívoros (Feldhamer et al., 2004). Las frutas son de consistencia variada, tanto en su composición química como en su estructura (pericarpio blando o leñoso, etc.) y esa variedad se refleja en la diversidad de morfotipos frugívoros entre los mamíferos. Desde el punto de vista de las propiedades mecánicas, aquí se consideran frugívoros a aquellos que consumen frutos jugosos y relativamente blandos. Se excluyen los consumidores de frutos con pericarpio leñoso, ya que estos alimentos comparten las mismas propiedades que las semillas y son considerados por lo tanto como granívoros.

*Granivoría:* los animales que consumen semillas y frutos secos son considerados granívoros (Feldhamer et al., 2004). Las semillas tienen un alto valor nutricional ya que están compuestas por una elevada proporción de grasas. Las grasas son la principal forma de almacenamiento de nutrientes utilizada por los mamíferos, ya que cada gramo de las mismas proporciona dos veces más energía que la producida por la misma cantidad de carbohidratos o de proteína (Randall et al., 2002).

*Folivoría:* aquellos animales que consumen primordialmente hojas y tallos son denominados folívoros (Feldhamer et al., 2004). El consumo de hojas requiere de diversas adaptaciones de los sistemas de órganos involucrados en la alimentación. El caso más paradigmático de la especialización extrema en el consumo de hojas es el de los koalas (*Phascolarctos cinereus*). Esta especie de marsupial se alimenta en

base a cinco especies de *Eucalyptus*, las cuales tienen un alto contenido de fenoles y terpenos, ambas sustancias altamente tóxicas en su consumo prolongado. El koala ha desarrollado mecanismos detoxificantes mediante los cuales se inactivan las toxinas de las hojas (mediante la liberación de ácidos específicos por parte del hígado; Feldhamer et al., 2004). Este marsupial tiene, además, un ciego sumamente agrandado, cuyas proporciones son las más grandes de la Clase Mammalia; allí se lleva a cabo la fermentación bacteriana de las hojas (Hume, 1999). A esto debe sumarse la presencia de una separación ceco-colónica que permite el pasaje selectivo de la digesta, aumentando la performance del proceso digestivo (Hume, 2002). Nutricionalmente, las hojas tienen un bajo contenido de nutrientes de alta digestibilidad y valor nutricional, de modo que su consumo debe realizarse en grandes cantidades para satisfacer los requerimientos energéticos de un mamífero, lo cual determina que un folívoro deba destinar gran parte de sus horas activas a la alimentación. La estrategia digestiva adoptada por los marsupiales folívoros es la de la cámara de fermentación posterior, la cual se ubica en el ciego.

*Pastación*: los animales que se alimentan casi exclusivamente a base de monocotiledóneas son denominados pastadores (en inglés, *grazers*; Jarman, 1974; Shipley, 1999). Las monocotiledóneas son ricas en carbohidratos estructurales o fibras y por lo tanto son un alimento de baja digestibilidad y calidad nutricia. Debido a la baja calidad y al elevado tiempo de retención que conlleva la digestión de fibras, los pastadores deben destinar gran parte de sus horas activas a la alimentación para cumplimentar sus necesidades energéticas. A pesar de que los pastos son un recurso abundante en ambientes de pradera e incluso xéricos, su disponibilidad puede fluctuar a lo largo del año. Esto condiciona el tipo de estrategia adoptada en cuanto al tiempo medio de retención de la digesta. Los marsupiales fermentadores anteriores, como los canguros, enfatizan la tasa de fermentación mediante un pasaje rápido de la digesta por el tracto digestivo (Hume, 2002). Esta estrategia, contraria a la de la mayoría de los pastadores placentarios, parece ser ventajosa en ambientes donde la calidad del alimento es baja pero su disponibilidad no experimenta fluctuaciones a lo largo del año (Hume, 2002).

Los marsupiales que explotan el recurso de las monocotiledóneas han adoptado dos estrategias digestivas, desarrollando algunas cámaras de fermentación en el estómago anterior (canguros y *wallabies*) o cámaras de fermentación en el colon (*wombats*).

*Omnivoría*: en esta categoría se incluyen las especies que basan su dieta en una combinación de materiales tanto de origen animal como vegetal en proporciones equivalentes. La omnivoría es la combinación proporcional de cualquiera de las categorías tróficas allí definidas, sin que predomine ninguna de ellas.

## ESTRATEGIAS DE FORRAJEIO

El modo en que un mamífero obtiene su alimento tiene efectos directos sobre la relación costo-beneficio. Los mamíferos que se alimentan a base de materia vegetal, en general invierten una mínima cantidad de energía en la localización y manipulación del alimento. Por el contrario, los mamíferos que se alimentan de presas móviles como otros mamíferos o vertebrados en general, necesitan invertir energía en la búsqueda y captura de las presas. El balance entre la energía invertida en la adquisición y la energía



extraída del alimento determina la selección de la presa. Se han planteado algunos modelos acerca del comportamiento de forrajeo que pretenden generar predicciones contrastables mediante evidencia empírica. El primero de ellos es un modelo general basado en el concepto de forrajeo óptimo (Charnov, 1974). Bajo este modelo, un animal desarrolla el comportamiento de forrajeo que le permite maximizar la tasa de adquisición de energía (Hume, 1999). La tasa neta de adquisición energética está dada entonces por la diferencia entre la energía extraída del alimento y la sumatoria de la energía gastada en la búsqueda, persecución, manipulación y consumo de la presa. El segundo modelo analiza la energía invertida en la búsqueda de fuentes de alimento que se hallan distribuidos en parches. Este modelo relaciona la energía que el animal gasta moviéndose entre parches de alimento y la energía que potencialmente puede extraer de cada parche (Charnov, 1976). En un momento determinado, el costo energético de forrajear en un parche comienza a tener un valor marginal y el animal debe tomar la decisión de continuar en él o iniciar la búsqueda de nuevos parches. En ambos modelos están en juego las adaptaciones específicas de cada especie para forrajear en una fuente determinada. En tal sentido, no solo las adaptaciones etológicas juegan un rol importante, sino también las morfológicas. Un ejemplo notable de las adaptaciones para un forrajeo óptimo es el de las ratas canguro que han desarrollado una notable capacidad de manipulación del alimento (semillas), un agudo sentido del olfato para localizar las semillas enterradas y una locomoción ricochetel que les permite minimizar el tiempo de recolección de las semillas a la vez que se maximiza el número de semillas colectadas (Feldhamer et al., 2004).

El modelo de forrajeo óptimo ha sido relacionado con los modelos de digestión óptima que subyacen a las estrategias digestivas descriptas más arriba. La teoría de la digestión óptima predice que la estrategia digestiva le otorga al animal la mayor performance para maximizar la tasa neta de extracción y absorción de energía del alimento (Hume, 1999). Aunque los modelos de forrajeo no presentan una aplicación directa en el estudio de las comunidades extintas, es interesante tenerlos en consideración ya que posicionan al animal en el contexto ambiental en función de su alimentación. La mayor aproximación que puede realizarse al proceso de digestión de una especie extinta es mediante el análisis de la morfología cráneo-dentaria que, complementada con el tamaño corporal, establecen una buena base para teorizar respecto de la ecología trófica de los taxones fósiles.

## CAPÍTULO 9- ECOMORFOLOGÍA Y ECOLOGÍA EVOLUTIVA

### ECOMORFOLOGÍA

Conceptualmente, el término “ecomorfología” o “morfología ecológica” hace referencia a aquella rama de las ciencias naturales que se interesa por la adaptación de los organismos al medio ambiente. De manera similar al principio de correlación de Cuvier, la ecomorfología asume que la forma de las estructuras biológicas está altamente correlacionada con el medio ambiente en el que los organismos habitan (Schwenk, 2000). Esta premisa es la base de las inferencias de la ecología en función de la forma y viceversa. La gran diferencia entre la moderna morfología ecológica y el pensamiento de Cuvier es que la primera se enmarca en la teoría de la evolución, entendiendo que la adaptación de un organismo a su ambiente es la consecuencia directa del accionar de la selección natural (Schwenk, 2000; pero véase más abajo).

La ecomorfología puede definirse como *aquella disciplina de las ciencias naturales que integra la ecología y la morfología con el objetivo de elucidar las relaciones existentes entre la forma o fenotipo de un organismo y su medio ambiente*. Wainwright y Reilly (1994) la definen como “el estudio de las relaciones entre la morfología de un organismo y su ambiente”. Esta interacción entre la forma y el medio determina la amplitud del nicho que va a ser efectivamente ocupado; esto es, muestra la habilidad que el organismo tiene para utilizar el recurso. Este último concepto ha sido denominado en inglés *performance capacity* (Wainwright, 1994, 2007) o “capacidad de rendimiento” en castellano y se halla limitado por las propiedades morfológicas y funcionales subyacentes. Por ejemplo, en el caso de la ecología trófica, la cantidad de presas o la variedad de alimentos consumidos por un mamífero está determinada por la capacidad que el mismo tiene para obtener y procesar ese alimento (capacidad de rendimiento). Esta habilidad, a su vez, está limitada por el diseño de varios sistemas orgánicos (sistema visual, auditivo, olfativo, aparato locomotor etc.) pero fundamentalmente por el del sistema masticatorio que es el responsable de procesar los alimentos y facilitar así la ingestión y la digestión química de los mismos. En este contexto, el estudio del proceso de masticación es en última instancia el estudio de la capacidad de rendimiento del sistema masticatorio.

El estudio de la capacidad de rendimiento es crucial debido a que la misma está condicionada por el diseño estructural del fenotipo y tiene consecuencias directas sobre la ecología a nivel individual y poblacional (Wainwright, 1994). Las variaciones en la morfología modifican los patrones de uso del recurso como así también el éxito reproductivo y la supervivencia, los dos componentes más importantes de la adaptación de un organismo a su medio (Wainwright, 1994). La idea de que existe una relación causal entre las variaciones fenotípicas y el modo de explotar el recurso es el paradigma bajo el cual se enmarca la ecomorfología.

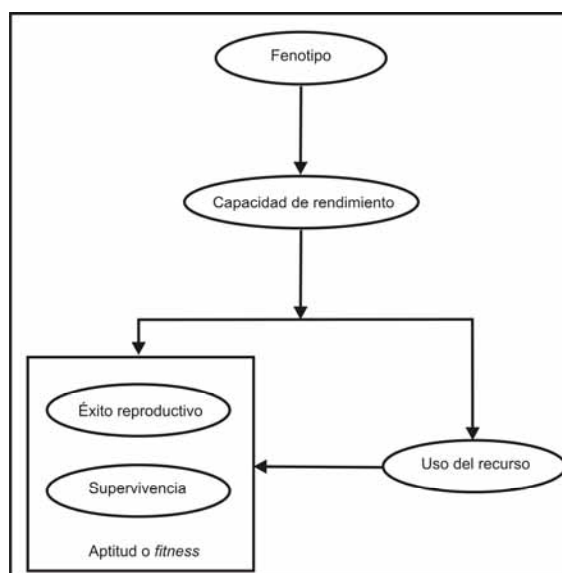


Figura 9.1 Esquema de relaciones entre variables bajo el paradigma ecomorfológico.

En la práctica, la capacidad de rendimiento puede cuantificarse mediante análisis que relacionan aspectos morfofuncionales con algunos de los parámetros ecológicos mencionados anteriormente (Carroll et al., 2004; Collar y Wainwright, 2006; Konow et al., 2008; Lauder y Reilly, 1988; Lauder y Schaffer, 1988; Svanback et al., 2002; Wainwright y Barton, 1995). Bajo el paradigma de la ecomorfolología, y tomando nuevamente como ejemplo la ecología alimentaria, es de esperar que exista una relación causal entre las variaciones en los sistemas masticatorios y la capacidad trófica de los individuos estudiados (Figura 9.2). La vía por la cual un mamífero extrae los nutrientes del medio está directamente relacionada con el diseño mecánico de su aparato masticatorio. Aunque la asimilación de los mismos se lleva a cabo en el sistema digestivo medio y posterior (Randall et al., 1997; Hume, 1999), la preparación mecánica del alimento determina la tasa de fragmentación de la partícula, lo que a su vez influye sobre la actividad enzimática mediante la modificación de la superficie de contacto entre el alimento y los jugos gástricos (véase el Capítulo 10). El diseño del sistema masticatorio determina a su vez la parte del nicho trófico que una determinada especie puede explotar, así como también la vía en la cual las modificaciones en el recurso (debidas a factores bióticos o abióticos) influyen sobre el estado nutricional de la misma. La interacción del fenotipo (diseño oclusal) con el recurso trófico determina la disponibilidad de nutrientes que pueden ser destinados a la producción de descendencia viable y, por lo tanto, la contribución de un individuo al acervo génico de las generaciones futuras (Brock, 2000). Aunque la supervivencia (entendida como la capacidad de huir de los depredadores) no está directamente influenciada por el diseño de los sistemas masticatorios, una gran parte de la aptitud del individuo está determinada por la reproducción (Figura 9.1). En los modelos más recientes de evolución de las historias de vida, la producción de descendencia es el factor determinante de la dinámica poblacional de una especie.

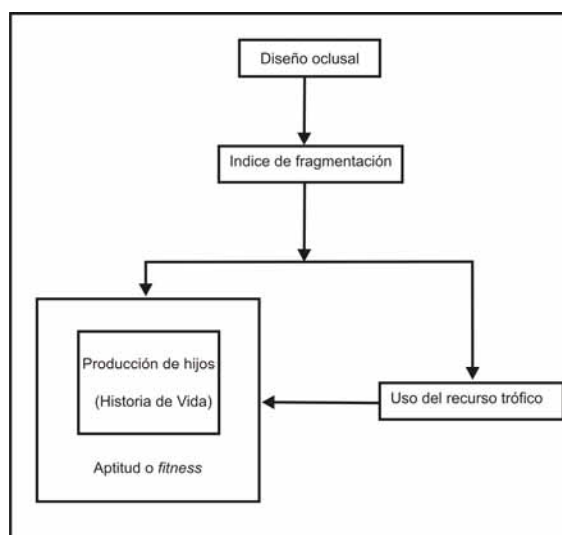


Figura 9.2. Esquema ecomorfológico aplicado a los sistemas masticatorios.

Cuando los análisis ecomorfológicos se llevan a cabo en un contexto filogenético, se puede evaluar a lo largo de uno o más linajes la evolución de la capacidad de rendimiento, y el efecto de esta sobre la adaptación y el uso del recurso a lo largo del tiempo evolutivo (Konow et al., 2006; O'Meara et al., 2006; Wainwright, 2002). En el caso de los estudios ecomorfológicos aplicados al registro fósil, es imposible obtener una medida directa de la capacidad de rendimiento, pero sí se puede inferir aspectos de la misma mediante el estudio de especies vivientes filogenéticamente emparentadas. Aunque en la práctica paleoecológica el concepto de capacidad de rendimiento parece algo abstracto, es importante entender que el mismo subyace a todas las inferencias ecológicas que puedan hacerse sobre especies y comunidades extintas. La paleontología accede a la comprensión de la capacidad de rendimiento mediante su interacción con la morfología funcional. Esta última disciplina proporciona la base metodológica para investigar este y otros parámetros ecológicos, extendiendo a las especies extintas el conocimiento obtenido mediante la experimentación con organismos vivos (véase más abajo el concepto de morfología funcional).

Como corolario de este punto y para acordar con la literatura ecomorfológica corriente, se puede entender a la ecomorfología como *aquella disciplina cuyo objetivo final es la evaluación de la capacidad de rendimiento*. En el caso de los estudios con poblaciones actuales, esta evaluación puede ser de tipo cuantitativa, mientras que en el caso de los taxones extintos será necesariamente cualitativa.

## MORFOLOGÍA FUNCIONAL

La morfología funcional estudia la relación entre la forma de las estructuras biológicas y su función. Esta dicotomía forma-función es una construcción teórica que simplifica la noción compleja de fenotipo, donde la forma y la función se hallan entrelazadas de manera dinámica (Woodger, 1929). Algunos autores prefieren ser más estrictos en el uso del término. Schwenk (2000) considera que todo trabajo morfológico experimental con individuos vivientes entra en el campo de la morfología funcional. De

esta manera separa aquellos estudios morfológicos (mayormente paleontológicos) que analizan la forma de manera estática e infieren su función. Sin embargo, en la práctica, no es tarea sencilla discernir en qué campo se está trabajando y cuál es el término más apropiado para definir un estudio morfológico. Los criterios suelen pecar de imprecisión; por ejemplo, el uso de determinadas tecnologías para llevar a cabo una experiencia es utilizado para determinar si se trata de un análisis experimental o de uno descriptivo. Por ejemplo, Schwenk (2000) considera que los estudios electromiográficos, tradicionalmente morfofuncionales, no se encuentran en el campo de la morfología funcional sino que son simplemente una descripción del patrón de actividad normal de un músculo. Esta última postura obliga a delimitar el tipo de tecnología y a establecer nuevos criterios para no tener en cuenta trabajos meramente técnicos, no-experimentales.

A pesar de la vaguedad del término, muchos de los estudios que más han aportado a la comprensión actual de los sistemas masticatorios (e.g., Crompton y Hiiemae, 1969; Hiiemae y Crompton, 1970, 1985, Butler, 1952, 1980, 1985), son previos a la discusión epistemológica antes mencionada y en algunos casos hasta se puede plantear la duda acerca del grado de experimentación en el análisis. Por ejemplo, los estudios sobre los patrones de desgaste molar han sido y son actualmente muy informativos sobre la dinámica masticatoria en los mamíferos (e.g. Butler, 1952, 1980, 1985; Kay y Hiiemae, 1974). Sin embargo, aplicando los criterios tecnológicos estos estudios quedarían fuera del campo de la morfología funcional y serían considerados análisis puramente descriptivos. En este trabajo se utilizará el término en su sentido más difundido, es decir que la morfología funcional es *aquella rama de la biología que estudia la forma de las estructuras biológicas desde el punto de vista funcional*.

Volviendo al concepto de capacidad de rendimiento, el estudio morfológico de los sistemas masticatorios apunta a desentrañar cuál ha sido esta capacidad en las especies extintas y en función de eso poder inferir posibles efectos sobre el potencial reproductivo, la supervivencia y la utilización de la energía por parte de dichas especies. El rol que la masticación ha jugado en la evolución de los mamíferos es primordial, ya que la capacidad de procesar eficientemente el alimento impacta sobre la homeostasis y la termorregulación (Hiiemae, 2000) y, en consecuencia, sobre la capacidad de independencia del medio ambiente. En este sentido, a lo largo de la historia evolutiva de los mamíferos el aparato masticatorio ha experimentado innumerables variaciones morfológicas; los metaterios sudamericanos no han sido ajenos a este proceso. La diversidad de diseños y modos de masticación es muy amplia y ha dado lugar a la explotación de una gran variedad de recursos tróficos (ver Capítulo 14).

## ADAPTACIÓN

Una de las discusiones centrales de la biología evolutiva de los últimos tiempos ha estado referida al término “adaptación”. Intuitivamente, la adaptación se entiende como *el mejor ajuste de un organismo a su ambiente* (Gould y Lewontin, 1979). A pesar de la sencillez aparente de este concepto, las definiciones del término han sido muchas y variadas (véase Brock, 2000) y notablemente dependientes de la disciplinas particulares. Sin embargo, en el campo teórico, la discusión se ha radicalizado en dos extremos contrapuestos: el adaptacionismo y el no adaptacionismo. El primero

supone que los caracteres o rasgos se establecen en la evolución mediante la selección natural de los estados más aptos, es decir, aquellos que ofrecen la solución óptima a una restricción impuesta por el ambiente (véase Denett, 1995). La visión opuesta sostiene que la selección natural es el mecanismo responsable del establecimiento de algunas adaptaciones, pero no el único. Se contrapone con el adaptacionismo particularmente en la concepción del organismo. El adaptacionismo considera al organismo como un conjunto de partes que interactúan de manera óptima. Por el contrario el no-adaptacionismo entiende al organismo como un todo (*Bauplan*) en el cual las partes se hallan interconectadas y se afectan mutuamente (Gould y Lewontin, 1979). Aunque la selección natural es invocada por ambas corrientes, el adaptacionismo no considera adaptaciones a aquellos rasgos que han sido adquiridos por otras vías (e.g. mutaciones) aun cuando los mismos incrementen el éxito reproductivo de los portadores. La ecomorfología en su concepción más moderna estaría incluida dentro del adaptacionismo ya que considera que las adaptaciones son el resultado del accionar de la selección natural (Schwenk, 2000). Sin embargo, las definiciones más corrientes de ecomorfología no hacen referencia al mecanismo fijador de las adaptaciones (e.g., Wainwright y Reilly, 1994).

En un trabajo ya clásico, Clutton-Brock y Harvey (1979) revisaron algunos de los problemas metodológicos más importantes en referencia a este tema. Estos autores plantean que, desde Darwin, la adaptación ha sido estudiada mediante explicaciones *post-hoc* que simplemente se ajustan a los hechos observados pero que carecen de potencial predictivo y validez cuando se los traslada a otros objetos de estudio. Ellos observan un segundo problema respecto de la delimitación de los efectos de distintas variables que suelen aparecer relacionados y mencionan el caso del cuello de las jirafas que les otorga no sólo la habilidad de forrajear en los estratos arbóreos altos sino también la posibilidad de detectar rápidamente a eventuales depredadores. En este caso, es imposible discernir cuál de las dos variables representa la causa de tal adaptación. Finalmente, los autores abordan un tercer aspecto conflictivo, dado por la existencia de variaciones fenotípicas no adaptativas, es decir variación contenida en el organismo que no influye sobre su éxito reproductivo. Los autores concluyen que esta serie de problemáticas pueden quedar solucionadas al definir la adaptación en función de sus efectos en lugar de hacerlo en función de sus causas. Ellos definen entonces la adaptación como *cualquier diferencia en determinados caracteres fenotípicos o complejos de caracteres que le confiere al portador un incremento en su aptitud*. Esta definición se basa en la presunción de que algunas adaptaciones pueden adquirirse por otras vías aparte de la selección natural –las adaptaciones no necesariamente deben tener bases genéticas. Otros autores no acuerdan con esta postura y consideran que *una adaptación es un rasgo que mejora la aptitud y que surgió históricamente como resultado de la selección natural para su rol biológico actual* (Lauder, 1996). Esta definición de carácter adaptacionista implica que los rasgos que han resultado de la selección natural sobre algún carácter son considerados adaptaciones, mientras que aquellos que han resultado de una deriva genética aleatoria no lo son. Estos últimos podrían tener un efecto sobre la aptitud e incluso formar parte del fenotipo pero no pueden ser considerados como adaptaciones. Lauder (1996) considera que la selección actúa sobre la variación existente dentro del contexto ambiental, modificando lo ya existente, sin generar nada desde cero. Esto determina que el

potencial de transformación de cualquier estructura biológica está determinado por su historia pasada de variación por selección natural, siendo el diseño biológico el resultado de una historia de selección.

El adaptacionismo se entremezcla en ocasiones con la morfología funcional, ya que supone una función para cada rasgo adaptativo que es básicamente el interés de esta disciplina. La función anatómica es esencial para discutir el diseño biológico porque es la medida o estimación de cómo las estructuras son usadas por los animales y la mayoría de las veces es la base de las inferencias acerca de la adaptación (Lauder y Reilly, 1996). Sin embargo, los morfólogos funcionales entienden la función como el rol mecánico de un rasgo fenotípico sin tener en cuenta cómo ha sido adquirido ese rasgo. En este sentido, la definición formal del término adaptación no afecta de manera alguna los estudios morfofuncionales que serán la base de las explicaciones adaptativas. Denett (1995) en su defensa del adaptacionismo, sostiene que es un error fundamental pensar que se necesita una definición estricta de lo que es una adaptación genuina. En este trabajo se prefiere utilizar una definición más pragmática de adaptación para evitar la discusión enunciada previamente: una adaptación es un rasgo que se ha fijado en una población porque en el pasado incrementó el éxito reproductivo de sus portadores (Ginobili y Blanco, 2007).

## NICHO ECOLÓGICO

El concepto de nicho es central a la ecología en cualquiera de sus variantes disciplinarias y es además uno de los conceptos más discutidos en la literatura ecológica. Desde el punto de vista histórico, el primer autor en utilizar la palabra nicho fue Grinnel (1917). El mismo se refiere al nicho como *la sumatoria de los requerimientos de hábitat que le permiten a una especie vivir y dejar descendencia*. Esta visión del nicho ecológico está claramente enfocada en el ambiente y es la que da lugar a la existencia de equivalentes ecológicos y nichos vacantes, dos términos muy utilizados en la literatura paleoecológica. Los equivalentes ecológicos son especies que comparten los mismos requerimientos ambientales y por lo tanto se encuentran explotando hábitats similares. Los nichos vacantes son espacios vacíos que aun no han sido ocupados por especie alguna. La definición de Grinnel supone que los factores ambientales son las variables constituyentes del nicho, independientemente de la presencia de la especie ocupante. Elton (1927) cambia la visión sobre el nicho ecológico y le otorga mayor importancia al rol desempeñado por la especie en la comunidad dejando de lado la variable ambiental. Este autor tiene en cuenta el efecto que la especie tiene sobre el hábitat y define el nicho en función del tamaño corporal de la especie y su posición en la cadena trófica. Aunque el autor considera la variable ambiental bajo el concepto de “factores limitantes”, no le otorga mayor valor en la conformación del nicho. En términos generales, el concepto de Grinnel explicita “dónde vive la especie” y el de Elton “a qué se dedica” la misma (Pianka, 1994).

Las dos visiones del nicho mencionadas antes fueron superadas por el concepto de hipervolumen de Hutchinson (1957). Aquí el nicho es considerado como una esfera multidimensional de recursos en la cual se distribuye la especie. Cada una de las dimensiones representa un recurso (luz, nutrientes, locomoción, etc). Este espacio multidimensional está constituido por dos esferas concéntricas

que representan el *nicho fundamental* y el *nicho realizado*. El nicho fundamental está constituido por todos los recursos disponibles en el medio, mientras que el nicho realizado está constituido por los recursos efectivamente utilizados por la especie. Este concepto tiene en cuenta la competencia interespecífica como factor regulador de la extensión del nicho realizado, es decir que la especie es competitivamente superior a sus oponentes en su nicho realizado. Aunque no en el sentido más estricto de Grinnel, el concepto de hipervolumen permite la existencia de equivalentes ecológicos en un sentido más amplio que el de nicho. Dos especies distintas no pueden tener por definición nichos idénticos, pero sí pueden tener estilos de vida similares y similares requerimientos ambientales. Este concepto de equivalente lleva a la definición de otro término ampliamente utilizado en la literatura paleontológica, el de zonas adaptativas. Este término fue acuñado por Simpson (1944) en su clásico libro *Tempo and Mode in Evolution*, quien lo definió como *un grupo de nichos ecológicos que pueden ser ocupados por un grupo de especies que explotan los mismos recursos de manera similar*. Las especies que ocupan una misma zona adaptativa en un mismo tiempo, son potenciales competidores. Aunque el término zona adaptativa fue acuñado por Simpson trece años antes de que se publicara el modelo de hipervolumen, está claro que se encuadra en la definición de nicho de Hutchinson (1957). Esto es así porque el concepto de zona adaptativa contempla tanto la variación en los recursos como la vía en la cual las especies interactúan con el medio.

MacArthur y Levins (1967) realizaron una importante contribución al concepto de nicho al proponer la hipótesis de la “similitud limitante”. Los autores analizaron un escenario competitivo entre tres poblaciones con similares requerimientos bajo el modelo de competencia de Lotka-Volterra. Observaron que, alcanzado un determinado límite superior de competencia entre las dos primeras, la coexistencia con la tercera población es imposible. Denominaron a este límite “similitud limitante” y plantearon que, en términos evolutivos, cuando las dos primeras especies se encuentren solapadas al límite la existencia de una tercera especie es imposible, pero cuando el solapamiento no haya alcanzado el límite de similitud, la tercera especie puede existir en fenotipos intermedios. Este concepto es muy similar al de desplazamiento de caracteres (Brown y Wilson, 1956) el cual expresa que dos especies estrechamente relacionadas que se solapan parcialmente en sus rangos van a experimentar, en la zona compartida, un desplazamiento de uno o más caracteres que va a permitir fácilmente su identificación. En las poblaciones que habitan las partes no solapadas, la identificación de cada especie es muy difícil ya que no hay diferencias morfológicas entre las mismas. Este proceso es una manera de evitar la exclusión competitiva. La contribución más importante del modelo de similitud limitante es la noción subyacente de que el solapamiento de dieta puede ser utilizado en lugar de los coeficientes de competencia para evaluar la importancia de la exclusión competitiva en la estructuración del nicho ecológico.

En el campo de la paleoecología raramente se explicita cuál es el concepto de nicho ecológico utilizado. Sin embargo, esto no es tan grave ya que en el mismo campo de la ecología actual este es un concepto en constante revisión y redefinición (Pulliam, 2000; Leibold y Geddes, 2005). Leibold (1995) remarca la dificultad de determinar las diferencias entre los conceptos de nicho y sugiere que en la



naturaleza todos los conceptos son aplicables al menos en algún aspecto. En este trabajo de tesis se utilizará el concepto de nicho de Hutchinson (1957) en un sentido reduccionista ya que se analizará exclusivamente la componente trófica del mismo.

## LA NATURALEZA DE LA COMUNIDAD Y LAS COMUNIDADES FÓSILES

La comunidad en el campo de la Neoecología es definida como *un ensamble de poblaciones de especies que ocurren juntas en un espacio y tiempo dado* (Begon et al., 2005). Aunque se trata de un conjunto de entidades menores (individuos, poblaciones) la comunidad tiene propiedades emergentes que le son propias y resultan ser algo más que la sumatoria de las propiedades de sus miembros. El reconocimiento de una comunidad puede darse a distintos niveles jerárquicos. Algunos ecólogos consideran que la comunidad es estrictamente lo que su definición dice: un conjunto de especies habitando juntas un espacio y tiempo dados. Sin embargo, otros pueden restringir el uso del término a un grupo taxonómico particular (e.g. Metatheria) o aun grupo funcional dado (e.g., mamíferos arborícolas).

Cuando se intenta describir un conjunto de objetos, en primera instancia se lo puede hacer desde el punto de vista de su composición, determinando los elementos que lo componen y su representación numérica en el conjunto. Con la comunidad se procede de la misma manera mediante el análisis composicional de la misma, es decir, estudiando la diversidad de especies. La diversidad se analiza en sus dos componentes, la riqueza y la abundancia. La primera hace referencia al número de especies presentes en una comunidad y la segunda al número de individuos que cada especie posee en esa comunidad. Existen índices específicos que describen la diversidad en la comunidad como el de Simpson y el de Shannon que evalúan conjuntamente la riqueza y la abundancia. Los índices de equitatividad valoran la distribución de los individuos entre las especies para tener en cuenta la presencia de especies dominantes (véase Begon et al., 2005, Krebs, 1997).

Una segunda manera de describir un conjunto de objetos es desde el punto de vista estructural. Aunque la composición de la comunidad puede verse como la estructura biológica de la misma (Krebs, 1997), intuitivamente la referencia a la estructura remite al andamiaje de la comunidad en el contexto físico. La estructura física de la comunidad tiene tres componentes: las formas de crecimiento, la organización vertical y la organización estacional. Las formas de crecimiento dependen de las condiciones del medio y son propicias para definir equivalentes ecológicos. El término “formación” hace referencia a una forma de crecimiento homogénea (e.g. pastizal). Las formas de crecimiento de las plantas son la principal herramienta para describir los biomas ya que están en relación directa con los regímenes de temperatura y precipitación (Whittaker, 1975). La estructura vertical de la comunidad está directamente relacionada con la disponibilidad de luz, tanto en ambientes terrestres como acuáticos. La estratificación de los bosques es el ejemplo más claro de estructura vertical en ambientes terrestres. Las especies de distintos árboles, matorrales y hierbas mantienen el follaje a diferentes alturas por encima del suelo y están adaptadas a la vida bajo diferentes intensidades de luz (Krebs, 1997). La estacionalidad como factor regulador de la estructura de la comunidad es muy importante ya que las mismas cambian notablemente en las distintas estaciones. Aún en los ambientes tropicales donde la estacionalidad es

menos marcada, la fisonomía de los bosques cambia abruptamente de la estación lluviosa a la estación seca.

La descripción de la comunidad está directamente relacionada a su definición y concepto. El grado de aplicabilidad de los métodos neoecológicos descriptivos a las comunidades fósiles dependerá entonces de la definición y concepto de esta última. Una paleocomunidad *es un conjunto de taxones que se distingue de otros por su composición de especies y por la abundancia relativa de las mismas* (Bambach y Bennington, 1996). Esta definición requiere de una estimación precisa de la riqueza y abundancia de las especies. Aunque varios trabajos han utilizado metodologías tafonómicas para lograr una estimación de la abundancia relativa de especies en una localidad fosilífera (Krause, 1986), esta es una práctica relativamente reciente y la realidad indica que gran parte de las colecciones paleontológicas no tienen datos tafonómicos asociados, imposibilitando de este modo el cálculo de abundancia relativa de especies. La estimación más común de la diversidad paleoecológica se lleva a cabo mediante el conteo de especies (e.g., Cracraft, 1985; Padian y Clemens, 1985). En cuanto a la estructura física de las comunidades extintas, la misma se puede reconstruir a partir de los datos paleoflorísticos y palinológicos (e.g., Barreda y Palazzesi, 2007) y de los datos paleoclimáticos (e.g., Zachos et al. 2001; Hinojosa, 2005) que inciden sobre las formaciones vegetales y los biomas; incluso la información sedimentológica aporta a la reconstrucción paleoambiental de una localidad fosilífera (e.g Del Papa, 2006).

#### CAMBIOS EN LAS COMUNIDADES A TRAVÉS DEL TIEMPO

Las comunidades cambian en función del tiempo y la escala en la cual se analizan esos cambios sitúa al investigador en el terreno neoecológico o paleoecológico. En el primer caso, el tiempo involucrado se mide en la escala ecológica y normalmente se extiende durante pocas décadas ya que se adecua a los ciclos de vida de las especies vivientes. En el segundo caso, la escala utilizada involucra miles a millones de años y se adecua a la evolución de las especies en el tiempo geológico. Existen algunas diferencias en la terminología y conceptos utilizados en ambos casos pero, en general, los conceptos paleoecológicos son una extensión al registro fósil, con todas sus limitaciones, de los principios ecológicos básicos. Aquí se hará una breve síntesis a modo comparativo de los cambios en la comunidad a través de los tiempos ecológico y evolutivo.

Los cambios temporales se dan normalmente en las comunidades y son de naturaleza sucesional o cíclica (Krebs, 1997). La sucesión es un proceso de cambio direccional que genera variaciones en la composición de especies mediante la acción de la vegetación sobre el sustrato, lo que conduce al establecimiento de nuevas especies. Se han propuesto tres modelos para la sucesión. El primero de ellos supone que las especies pioneras de la comunidad cambian el sustrato facilitando el establecimiento de nuevas especies en lo que sería un reemplazo por facilitación. Este proceso de cambio ocurre hasta que la comunidad alcanza su clímax. Un segundo modelo supone el reemplazo desordenado de especies, donde cada una de ellas actúa inhibiendo la presencia de la otra y todo depende de cual es la primera especie que se establece en el lugar. El tercer modelo, se basa en la hipótesis de que cualquier especie puede iniciar la sucesión y que el reemplazo se lleva a cabo mediante la limitación del recurso. Las nuevas especies que se establecen son más tolerantes a la nueva disponibilidad de recursos. Los cambios

cíclicos ocurren a escala menor dentro de la comunidad y no conducen a sucesión. Se deben a interrelaciones específicas entre distintas especies que generan un reemplazo cíclico. Este tipo de reemplazos se subordina fundamentalmente a los ciclos de vida de las especies dominantes (Krebs, 1997).

Uno de los conceptos centrales de la ecología de comunidades es el de estabilidad. La estabilidad mide la sensibilidad de la comunidad a la perturbación en términos de cambios en la diversidad (véase Begon et al., 2005). La importancia de este concepto radica en que son las comunidades estables las que persisten a lo largo del tiempo. La estabilidad puede verse desde el punto de vista de la rapidez con la cual la comunidad vuelve a su estado estable luego de una perturbación y en ese caso se denomina *resiliencia*. Si se considera la capacidad que la comunidad tiene de evitar el desplazamiento desde su estado estable se está evaluando la *resistencia*. También la estabilidad puede valorarse en términos de la magnitud de la perturbación. La *estabilidad local* mide la tendencia de la comunidad a retornar a su estado original luego de haber experimentado una perturbación pequeña, mientras que la *estabilidad global* se refiere a la misma capacidad pero frente a perturbaciones importantes. Existen dos visiones contrapuestas que se refieren a la relación entre la complejidad de la comunidad y la estabilidad. La complejidad se entiende como el grado de conectividad entre las distintas especies dentro de la comunidad. Una comunidad simple tiene pocas conexiones (interacciones interespecíficas) mientras que una compleja tiene muchas. Algunos modelos postulan que el incremento en la complejidad de la comunidad conduce a una disminución de la estabilidad y otros que esta relación no es tal (véase Begon et al., 2005). En cualquier caso, en las comunidades naturales, las condiciones del medio constituyen un factor determinante de la estabilidad de las comunidades debido que determinan la presencia o ausencia de perturbaciones (Begon et al. 2005). Los ambientes estables y predecibles proporcionan una gama limitada de condiciones en las cuales las comunidades que son dinámicamente frágiles (estables en una gama ambiental estrecha) pueden persistir. Por el contrario, los ambientes inestables y altamente impredecibles proporcionan una amplia gama de condiciones ambientales en las que sólo las comunidades dinámicamente robustas (estables en una gama ambiental estrecha) pueden persistir (Begon et al., 2005).

Cuando el objeto de estudio son las comunidades extintas, los cambios sucesionales y cíclicos son imposibles de ponderar debido a la escala temporal en la que suceden. Sin embargo, los cambios relacionados con la estabilidad de las comunidades pueden ser efectivamente evaluados a lo largo del tiempo evolutivo. El concepto de estabilidad es esencial para la comprensión del proceso de estasis en el contexto paleoecológico (Dimichele et al., 2004) y de los procesos de recambio faunístico. Las comunidades estáticas no cambian en su composición y/o función en el ecosistema durante largos períodos de tiempo. Sin embargo, cuando suceden eventos climáticos de gran magnitud a escala global, la mayoría de las comunidades cambia y esos cambios son observados en el registro fósil como reemplazos bióticos de un taxón por otro, así como también recambios funcionales en los que la comunidad pasa a jugar otro rol dentro del ecosistema (Blois y Hadly, 2009). Se trata de perturbaciones globales que desplazan la estabilidad de las comunidades propiciando su persistencia con cambio o su

extinción. Los cambios en el clima inducen cambios en la abundancia poblacional de las especies, en la densidad de la población, en el rango geográfico y en el tipo de distribución. Todos estos parámetros regulan el flujo génico entre las poblaciones y, por lo tanto, influyen en las tasas de especiación y/o extinción. La estabilidad temporal de altas densidades de población es consistente con conexiones entre poblaciones que resultan en una alta diversidad genética y morfológica y, por lo tanto, incrementan las posibilidades de permanencia en el tiempo de una especie dada. Estos cambios a nivel específico tienen consecuencias directas sobre la comunidad, ya que modifican la diversidad, tanto en riqueza como en abundancia. Cuando estos cambios ocurren sincrónicamente en muchas especies de la comunidad y de manera concomitante con grandes cambios climáticos, los mismos se observan en la escala evolutiva como un fenómeno macroevolutivo (Blois y Hadly, 2009).

Un ejemplo clásico que clarifica este aspecto de la evolución de las comunidades es el Evento Climático del Eoceno Terminal. De un clima cálido y estable en el Eoceno temprano se pasó a un clima frío como consecuencia de la aparición de capas de hielo estables en la Península Antártica (Zachos et al. 2001). Se produjo entonces un cambio dramático en las comunidades de mamíferos, extinguiéndose una gran parte de los grupos arcaicos y siendo reemplazados por nuevos grupos adaptados a las nuevas condiciones ambientales. Este recambio faunístico quedó evidenciado en Europa (*Grande Coupure*) por el reemplazo de la mayor parte de los grupos de mamíferos adaptados a ambientes cerrados, arborícolas en su mayoría, ramoneadores, frugívoros e insectívoros por inmigrantes provenientes de Asia. Los grupos inmigrantes claramente adaptados a ambientes abiertos están representados por lagomorfos, roedores avanzados, rinocerontes y carnívoros (Hooker, 2000). En Asia, este evento quedó caracterizado por la desaparición de los brontoterios y tapiroideos arcaicos y por la posterior aparición y diversificación de roedores cricétidos de corona alta (Prothero, 1994). En América del Norte el recambio fue menos evidente y sólo se extinguieron algunos grupos de mamíferos arcaicos (Prothero, 1994; Hooker, 2000). En América del Sur el recambio faunístico se observa en las comunidades de marsupiales y ha recibido el nombre de Bisagra Patagónica (Goin et al., 2010). Los grandes grupos de marsupiales paleógenos adaptados a ambientes cerrados quedan virtualmente extintos para el Oligoceno temprano y son reemplazados por nuevos grupos adaptados a ambientes más fríos y más abiertos (Goin et al., 2010).

Aunque hay abundante evidencia en relación a la respuesta de las comunidades a los cambios globales (véase Collinson y Hooker, 1987; Hooker, 2000), aún persiste la discusión acerca de la importancia que los mismos tienen en el proceso de cambio evolutivo. Existen dos hipótesis contrapuestas en relación a este punto. La primera, denominada en inglés “Red Queen” (Reina Roja; Van Valen, 1973) enfatiza el rol de las interacciones biológicas como agentes condicionante del cambio evolutivo. La segunda hipótesis, por el contrario, le otorga mayor valor a los cambios climáticos y ambientales como agentes reguladores de la evolución de las comunidades biológicas. Esta última hipótesis recibe el nombre de “pulsos de recambio” (Vrba, 1985) o “Court Jester” (Barnosky, 2001). Ambas hipótesis intentan explicar un mismo hecho: las comunidades cambian a lo largo del tiempo evolutivo. La diferencia radical entre ambas está en el hecho de que la hipótesis de la Reina Roja supone

una tasa constante de origen y extinción de especies que está determinada por las interacciones biológicas. En términos neoecológicos y tomando como ejemplo la competencia, la interacción entre especies competidoras afecta los parámetros del nicho ecológico modelándolo y generando separación de nichos o solapamientos con coexistencias en algunos casos y desplazamientos competitivos en otros. Este proceso actúa a lo largo del tiempo evolutivo y se traduce en tasas de recambio basales que son las responsables del cambio evolutivo. Por el contrario, la hipótesis de pulsos de recambio o Court Jester sostiene que las comunidades atraviesan períodos de estasis en sus tasas de origen y extinción que son modificados por pulsos de revolución en las tasas de recambio (Raia et al., 2005). Estos períodos de revolución coinciden con reorganizaciones climáticas y ambientales de escala global que se traducen en cambios en la composición taxonómica y funcional de gran magnitud dentro de la comunidad. Los mayores recambios faunísticos ocurren durante los pulsos de cambio en el ambiente físico. Ambas teorías han encontrado sustento empírico y por ese motivo aun permanece el debate. Probablemente ambos modelos sean válidos a distintas escalas de resolución. La hipótesis de la Reina Roja se ajusta mejor a los procesos de cambio observados a pequeña escala, considerando como límite superior de tiempo el equivalente a un Ciclo de Milankovitch y a escala local. Por el contrario la hipótesis de Court Jester se ajusta mejor a los procesos de recambio observados a una escala superior a un ciclo orbital y a nivel regional o continental (Barnosky, 2001).

## EVOLUCIÓN DEL TAMAÑO CORPORAL EN EL CONTEXTO ECOLÓGICO

Una de las cuestiones más interesantes dentro de la ecología evolutiva es el cambio en el tamaño corporal, ya sea a través del tiempo o del espacio. En una gran variedad de linajes se ha visto que los mismos tienden a evolucionar hacia tamaños más grandes. Esta tendencia se observa en el registro fósil y se conoce como Regla de Cope, en homenaje a quien aportara gran parte de la evidencia que soporta esta regla (véase Stanley, 1973). Esta tendencia tiene explicaciones desde el punto de vista ecológico, al menos en determinados contextos ambientales. Un tamaño corporal elevado tiene ventajas sobre uno pequeño en que le permite al animal huir mejor de los depredadores, conseguir mejores presas, incrementar el rango de hábitat y consecuentemente la disponibilidad y variedad de alimentos, disminuir la mortalidad anual, extender la longevidad individual y disminuir la pérdida de calor por unidad de volumen. Todas estas ventajas hacen que la presión de selección favorezca la evolución de tamaños grandes. Sin embargo, no todos los animales tienen tamaños grandes; el límite superior de tamaño que un animal puede alcanzar va a depender del diseño corporal del mismo y de los factores ambientales que seleccionan el tamaño apto. En el caso de los insectos, por ejemplo, el tamaño corporal está limitado por el sistema de respiración traqueal (Stanley, 1973). Esto sugiere que la evolución del tamaño corporal tiene límites adaptativos que dependen del potencial básico del grupo y de la historia ambiental y evolutiva del mismo.

El tamaño corporal también muestra relación con la distribución latitudinal de las especies. Debido a que la relación superficie/volumen determina en gran medida la tasas de transferencia de calor, es común encontrar en las altas latitudes donde los climas son más fríos animales con tamaños corporales mayores que en los trópicos. A esta tendencia se la conoce como Regla de Bergman. Mayr

(1963) la explica afirmando que “en los animales de sangre caliente, las razas de zonas cálidas son más pequeñas que las de zonas frías”. El supuesto básico de esta regla es que un incremento en el tamaño corporal tiene ventajas energéticas en ambientes fríos de manera que la temperatura es el principal factor determinante del tamaño corporal. Esta regla ha recibido muchas críticas, fundamentalmente en torno a la explicación energética de los patrones latitudinales de distribución de tamaños. McNab (1971) sostiene que aunque la razón superficie/volumen es menor en los animales grandes, la transferencia total de calor es mayor que en los animales pequeños (excepto en los heterotermos) y además depende de la conductancia térmica, la cual es también mayor en los animales grandes. Desde este punto de vista la explicación energética pierde valor, porque los tamaños grandes dejarían de ser ventajosos en climas fríos. El autor analiza una variedad de mamíferos de América del Norte y encuentra que la correlación positiva del tamaño corporal con la latitud está relacionada más a distribución de los recursos tróficos que a los costos de la termorregulación. Otros autores posteriores han analizado los patrones latitudinales del tamaño y han encontrado una correlación positiva con la disponibilidad de alimento que es dependiente de las precipitaciones y, en ocasiones, de una combinación de estas con la temperatura (Yom-Tov y Geffen, 2006). De manera similar, Murphy (1985) analiza cuatro localidades de distintos continentes y encuentra que las diferencias de tamaño son debidas a la variabilidad en las temperaturas medias anuales, las cuales a su vez varían estacionalmente. Este último autor hace referencia a la propensión de las variables climáticas a covariar, dificultando la determinación de los factores causales de los patrones observados. Finalmente, cabe recordar que no todos los mamíferos se ajustan a la regla de Bergman; hay una multiplicidad de fuerzas selectivas que pueden revertir las tendencias descriptas por esta regla (Murphy, 1985).

Las distribuciones de tamaño no sólo pueden evaluarse en el contexto espacial o temporal sino también en función de la comunidad o el ecosistema. Las frecuencias relativas de los diversos rangos de tamaños que caracterizan una comunidad han sido ampliamente estudiadas y se han encontrado patrones unimodales, polimodales, sesgados o centrados en un tamaño óptimo. Debido a que la masa corporal de las especies y su distribución en un sistema (comunidad o ecosistema) reflejan una multiplicidad de procesos actuando a distintas escalas, se han planteado diversas hipótesis para explicar las distribuciones de frecuencias (Allen et al., 2006). Las hipótesis energéticas sostienen que las distribuciones de tamaño reflejan la tasa a la cual las especies pueden transferir los recursos energéticos para la reproducción. Esto supone que debe existir un tamaño modal en el cual la conversión de energía para la reproducción es óptima. Sin embargo, no hay evidencia convincente de la existencia de un tamaño óptimo en la naturaleza. Las hipótesis filogenéticas enfatizan el rol de los procesos evolutivos mediante la existencia de restricciones a la masa corporal impuesta por la historia evolutiva de los linajes, lo que genera distribuciones sesgadas de los tamaños corporales. Las hipótesis biogeográficas apuntan a explicar los patrones bimodales mediante la capacidad limitada de las especies para la dispersión y el aprovechamiento de otros biomas. Las hipótesis de discontinuidad textural se refieren a la complejidad estructural del ambiente como la responsable de los patrones de distribución. En este modelo la distribución de tamaños es una función de la distribución de los recursos en el medio. Las hipótesis de

interacciones entre especies le otorgan un rol modelador de las frecuencias de tamaño a las interacciones como la competencia, la defensa del recurso o el recurso limitante. Cada una de estas hipótesis genera predicciones distintas para el comportamiento de la comunidad frente a los cambios composicionales, funcionales, a las perturbaciones locales y globales y se evidencian a distintas escalas (Allen et al. 2006, Fig. 1).

## **CAPÍTULO 10 – MASTICACIÓN, PROPIEDADES MECÁNICAS DE LOS ALIMENTOS Y ESTIMACIÓN DE DIETA EN MAMÍFEROS FÓSILES**

### **INGESTIÓN, MASTICACIÓN Y DEGLUCIÓN**

Los mamíferos deben hacer frente al alto costo metabólico de la endotermia y para ella necesitan optimizar el proceso de ingestión de nutrientes (Hiimae, 2000). Este proceso involucra una serie de actividades biológicas complejas que se llevan a cabo en la cavidad oral (Wall y Smith, 2001). Desde que el alimento es capturado hasta que es deglutido ocurren una serie de procesos perfectamente diferenciados. Hiimae y Crompton (1985) han separado las distintas etapas del proceso de acuerdo a sus características funcionales (véase la Figura 10.1). La ingestión incluye todas las actividades que se llevan a cabo en la región anterior de la boca, desde que el alimento es transferido desde el medio externo al interior de la cavidad oral. La captura del alimento ocurre durante esta etapa y, para ello, los mamíferos hacen uso de los labios, lengua y dientes anteriores. Las distintas especializaciones observadas en los incisivos de distintos mamíferos están relacionadas con una optimización de la extracción del alimento desde el ambiente durante la ingestión (véase Wall y Smith, 2001; Feldhamer et al., 2004). Durante la ingestión también se realiza el proceso de escultura de las partículas de alimento que no son ingeridas en su totalidad, como la piel de las frutas que es quitada con los incisivos (Lucas et al., 2002). Una vez que la partícula de alimento ha sido ingerida, esta debe ser transferida a los dientes postcaninos para su masticación en lo que se denomina la Etapa 1 del transporte. La masticación tiene dos funciones principales: la primera es la de reducir el tamaño de la partícula hasta un volumen aceptable para ser deglutida; la segunda es la de incrementar la superficie externa del alimento para aumentar la actividad enzimática sobre el mismo (Hiimae y Crompton, 1985; Hiimae, 2000). Los mamíferos tienen tres características principales que definen su proceso de masticación: (1) es unilateral, es decir, se lleva a cabo en un lado por ciclo masticatorio (salvo en algunos roedores); (2) hay un movimiento transversal que es mínimo en los carnívoros y máximo en los herbívoros; (3) los dientes superiores e inferiores se ajustan perfectamente entre sí durante la oclusión (Hiimae y Crompton, 1985). Durante la masticación, la partícula de alimento es atrapada y fragmentada mediante un movimiento repetitivo de aproximación de las crestas cortantes y superficies de molienda de la dentición postcanina. La lengua tiene un rol activo en este proceso rítmico de preparación del alimento (Wall y Smith, 2001). El producto final depende de la morfología dentaria involucrada y de las propiedades físicas de los alimentos (véase más abajo). Cuando la partícula ha alcanzado el tamaño óptimo para ser deglutida, experimenta una serie de movimientos que culminarán con la formación del bolo alimenticio en lo que Compton y Hiimae (1985) denominan Etapa 2 del transporte. La partícula es movida hacia atrás hasta una posición localizada por debajo del paladar blando y luego hasta la región faríngea, tal como se observa en la Figura 10.1.



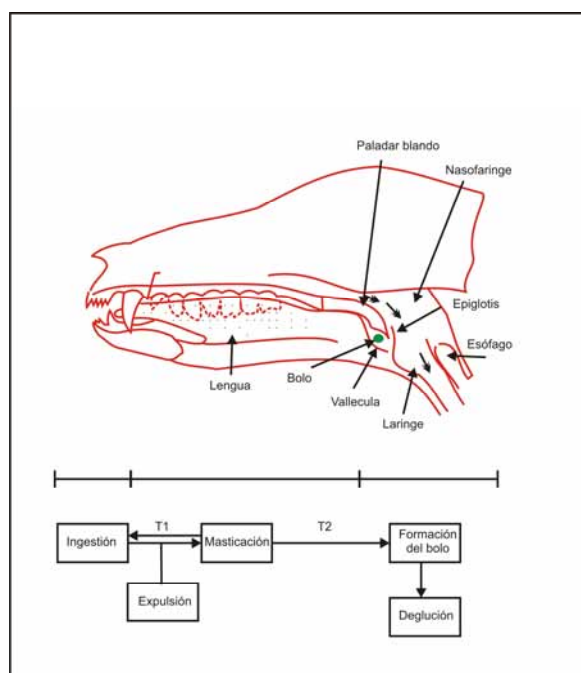


Figura 10.1 Sección sagital mostrando la cavidad oral de *Didelphis* y la ubicación anatómica de cada uno de los procesos biológicos que conducen a la deglución del alimento. T1 y T2 son las etapas 2 y 3 del transporte oral (adaptado de Hiiemae y Crompton, 1985).

Antes de ser deglutido, el bolo debe incluir una considerable cantidad de líquido, lo cual es esencialmente otorgado por la saliva. Finalmente, el proceso de deglución ocurre cuando el bolo ha reunido las condiciones óptimas de tamaño y lubricación. El comportamiento durante la deglución está estereotipado para todos los mamíferos (Hiiemae y Crompton, 1985). El movimiento rítmico de la mandíbula se suspende y el bolo se transfiere hacia la región posterior de la cavidad oral, donde es finalmente transportado hasta el esófago. El proceso de reducción y transporte del alimento dentro de la cavidad oral involucra una serie de receptores que permiten discriminar el tamaño de las distintas partículas y transferir hacia el esófago sólo aquellas que reúnen las características volumétricas óptimas para su deglución (véase Lucas et al., 2002). Una vez en el esófago, los movimientos peristálticos transfieren el bolo hacia el estómago donde continúa el proceso de digestión. El proceso de deglución está dado por la contracción coordinada de los músculos de la faringe, paladar, lengua y del aparato hyobranquial que desplazan el alimento hacia atrás y restringen el lumen de la faringe forzando al alimento a pasar hacia el esófago. El nervio trigémino está involucrado en este proceso por medio de la innervación de los músculos de la faringe.

#### EL CICLO MASTICATORIO EN LOS MAMÍFEROS

El ciclo masticatorio en los mamíferos es un proceso rítmico y repetitivo que ocurre en un lado de la boca por vez (Crompton y Hiiemae, 1969) y cuya finalidad es la de reducir el tamaño de la partícula de alimento para facilitar su deglución e incrementar la actividad enzimática en el tacto digestivo medio y posterior. Los molares y, en ocasiones, los premolares, son los elementos dentarios especializados en la masticación, aunque los dientes incisivos y los caninos intervienen en la preparación previa del alimento

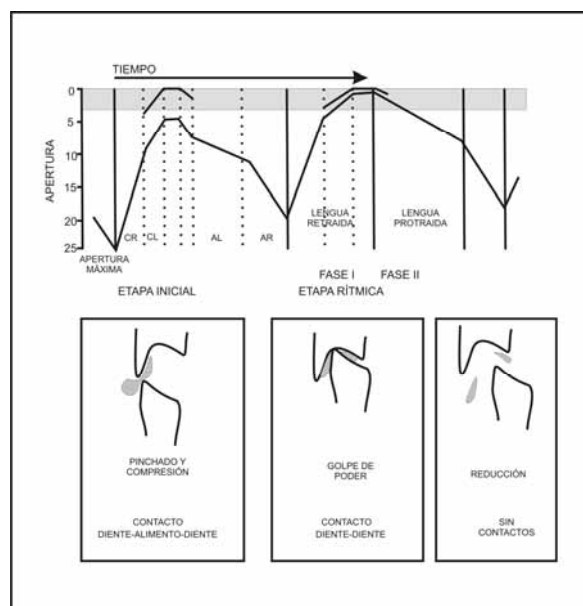
(captura y escultura) y contribuyen a la eficiencia de la masticación. La masticación es unilateral: un lado de la boca está activo (*working side*) mientras que el otro actúa equilibrando las fuerzas masticatorias (*balancing side*). El número de ciclos que ocurren antes de cambiar el lado activo depende de las propiedades físicas del alimento (en promedio son 30 ciclos). Aunque la mayoría de los mamíferos mastica su alimento, existen algunas excepciones, como los mirmecófagos y los cetáceos que no lo hacen, de modo que el término masticación y el ciclo general descrito en este apartado no se aplica en estos casos (véase Schwenk, 2000a).

El proceso de masticación se divide en etapas funcionalmente distintas. Durante la etapa inicial, el alimento es pinchado y comprimido entre las cúspides de los molares y premolares que comienzan a aproximarse (Crompton y Hiiemae, 1969; Hiiemae y Crompton, 1971, Hiiemae, 2000). El contacto en esta etapa se da entre el diente y el alimento, sin que medie interacción entre los dientes antagonistas (Kay y Hiiemae, 1974). Esta actividad compresiva deja, sobre el esmalte apical de las cúspides, facetas lagunares que tipifican esta etapa de la masticación. Luego de un largo trabajo de compresión, el alimento que ahora se halla más laxo (véase más abajo la Teoría de fracturas) es atrapado entre las crestas de los molares superiores e inferiores y es fraccionado en partículas de menor tamaño, en lo que se denomina Fase I de la etapa rítmica (Hiiemae, 2000). Los contactos en esta etapa ocurren entre dientes antagonistas (Kay y Hiiemae, 1974). Esta actividad de corte imprime en el esmalte unas facetas que suelen tener estriaciones direccionales y tipifican la Fase I de la etapa rítmica. Estas facetas se disponen sobre las laderas de las cúspides bucales y linguales (véase más adelante en este Capítulo). La Fase II está dominada por la actividad compresiva que muele el alimento atrapado entre las superficies planares de los dientes, esto es entre la cuenca del trígono y la del talónido. Las facetas resultantes de esta actividad no presentan estriaciones y se observan como superficies planas y lisas en el esmalte de las cuencas (Dewar, 2003).

Durante cada ciclo masticatorio la mandíbula describe una serie de movimientos característicos (Crompton y Hiiemae, 1969; Hiiemae y Crompton, 1971). Partiendo de la máxima apertura bucal, se desplaza hacia arriba y lateralmente para que en los lados activos se produzca el contacto inicial de la etapa de compresión y pinchado del alimento (*puncture-crushing*). Durante la etapa rítmica, la mandíbula continúa moviéndose hacia arriba pero medial y anteriormente, para terminar con los protoconos encastrados en los talónidos en lo que se denomina oclusión céntrica. Aunque la mayor actividad es de corte durante esta fase, hacia la oclusión céntrica se evidencian fuerzas de compresión. Durante la Fase II los movimientos mandibulares se dan hacia adelante, medialmente y ligeramente hacia abajo (Kay y Hiiemae, 1974). Luego de esta fase los dientes salen de oclusión y la mandíbula se desplaza hacia abajo hasta alcanzar la apertura máxima del ciclo. Existen dos hipótesis acerca del momento exacto en que se ejercen las fuerzas máximas de la masticación (Wall et al. 2006). La primera supone que las mismas ocurren durante la transición entre las fases I y II y, como consecuencia, cierto grado de fraccionamiento del alimento tiene lugar durante esta fase (Kay y Hiiemae, 1974). La segunda predice que las fuerzas máximas ocurren durante la Fase I y como consecuencia el fraccionamiento de alimento durante la Fase II es prácticamente nulo (Hylander et al. 1987). Esta última hipótesis ha sido

reforzada con nuevas evidencias empíricas que muestran una actividad nula de los músculos aductores durante la Fase II (Wall et al., 2005). De acuerdo a esta última hipótesis, el golpe de poder (en inglés, *power stroke*; que comienza cuando se produce el primer contacto diente/alimento/diente y culmina en la oclusión céntrica; Hiiemae y Crompton, 1985) se halla completamente dentro de la Fase I, el fraccionamiento del alimento se lleva a cabo en esta fase y parte de la actividad de molienda también (Wall et al., 2005). El comportamiento de la sínfisis mandibular es asimétrico durante la masticación, es decir que durante la oclusión céntrica la misma se halla desplazada hacia el lado activo y, como consecuencia, hacia un costado de la línea media. Esto significa que la oclusión es céntrica en referencia a la serie molar pero no con respecto al eje sagital. La duración de cada ciclo masticatorio varía de acuerdo a la consistencia y tamaño de la partícula de alimento (Crompton y Hiiemae, 1969).

Durante el golpe de poder (*power stroke*), la mandíbula se halla en la posición de mínima apertura, una vez que culmina la fragmentación de la partícula, la mandíbula se deprime para que los alimentos procesados puedan ser transportados por la lengua hacia la nasofaringe y se desplaza hacia la posición de máxima apertura desde donde se inicia un nuevo ciclo (Hiiemae y Crompton, 1985). Los movimientos de apertura y cierre han sido ampliamente estudiados en vertebrados (véase Schwenk, 2000 b) y en mamíferos en particular (véase para una síntesis Hiiemae, 2000; Schwenk, 2000a). Cada ciclo comprende fases de alta y baja velocidad. En tal sentido, en un ciclo completo sucede una fase de cierre rápida a la que le sigue el golpe de poder (equivale a una fase de cierre lenta). Las fases de apertura subsiguientes al golpe de poder ocurren lentamente al principio y rápidamente hacia el final del ciclo (Figura 10.2).



**Figura 10.2** Ciclos de apertura y cierre mandibular en *Didelphis* en relación a las etapas del ciclo masticatorio. CR. Cierre rápido; CL. Cierre lento; AL. Apertura lenta; AR. Apertura rápida. Abajo se grafican las posiciones de los dientes superiores e inferiores y los principales eventos funcionales. (Adaptado parcialmente de Hiiemae 2000).

## TEORÍA DE FRACTURAS

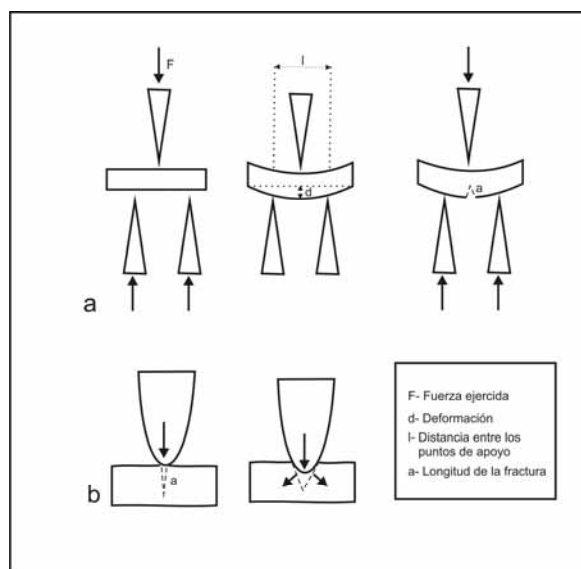
Una de las funciones de la masticación es la reducción en tamaño de las partículas de alimento hasta alcanzar el tamaño óptimo para la deglución. Este proceso se lleva cabo en los dientes postcaninos (Figura 10.1). Desde el punto de vista mecánico, hay dos procesos analíticamente separables que caracterizan la reducción en tamaño de una partícula (Lucas et al. (2002). En primer lugar, cada partícula tiene una probabilidad de ser contactada por los dientes postcaninos para su masticación. Esta probabilidad define la función de selección ( $f_{(s)}$ ) del alimento por parte de los dientes. En segundo lugar, cada partícula que es contactada por los dientes está sometida a un grado de fragmentación que viene definido por la función de rotura ( $f_{(r)}$ ). La función de selección depende del tamaño de la partícula y la de rotura de las propiedades físicas del alimento. Esto último es particularmente importante porque subyace a la interacción entre las propiedades mecánicas de los alimentos y la morfología de las cúspides. Lucas et al. (2002) elaboran tres supuestos básicos bajo los cuales el proceso de masticación ocurre. El primero de ellos determina que las partículas deben ser cargadas en las cúspides durante las fases finales del cierre mandibular; el segundo determina que son las cúspides las principales herramientas de trabajo de los dientes premolares y molares, y el tercero que las partículas de alimento almacenan energía elástica que alcanzado un determinado umbral es liberada y la fractura comienza a formarse. Bajo estos tres supuestos, el modelo mecánico de formación de fracturas contempla dos vías generales de fragmentación (Figura 10.3). La primera involucra dos cúspides funcionando como soporte de la barra de alimento y una tercera funcionando como indentador (a en la Figura 10.3). El segundo involucra una cúspide indentando una barra de alimento sobre una superficie horizontal (b en la Figura 10.3). Cada modelo presupone un modo distinto de inicio de la fractura pero ambos están regidos por la Ley de Hooke. Esta ley establece que la tensión o fuerza por unidad de área es igual al módulo de elasticidad de Young ( $E$ ) multiplicado por la deformación ( $l$  en la Figura 10.3). En términos generales este módulo representa el umbral de energía potencial más allá del cual, la deformación del material pasa a ser irreversible. El módulo de Young es característico de cada material y por lo tanto cumple un rol determinante en las relaciones entre la tensión y la deformación que llevan a la fragmentación del alimento. La tensión, en el caso de los sistemas masticatorios es proporcional a la fuerza ejercida por los músculos masticatorios. A partir de la relación entre la tensión y la deformación se pueden establecer los parámetros mecánicos que regulan la formación de las fracturas.

a) umbral elástico, es la tensión (fuerza muscular) necesaria para producir una deformación permanente y está definido por el módulo de Young ( $E$ ).

b) umbral de rotura, es la tensión a la cual se rompe la muestra y se inicia la fractura (resistencia inicial de los alimentos)

c) resistencia a la propagación de la fractura una vez que ésta se ha iniciado ( $R$ ).

Lucas et al. (2002) definen dos criterios de fragmentación del alimento basados en el módulo de Young y la resistencia a la propagación de la fractura.



**Figura 10.3** Modelos de fractura. a) la fractura se inicia en un punto distante de la cúspide indentadora e intermedio entre los puntos de apoyo de las cúspides soporte y b) la fractura se inicia en un punto adyacente a la cúspide indentadora. (Modificado de Lucas et al. 2002).

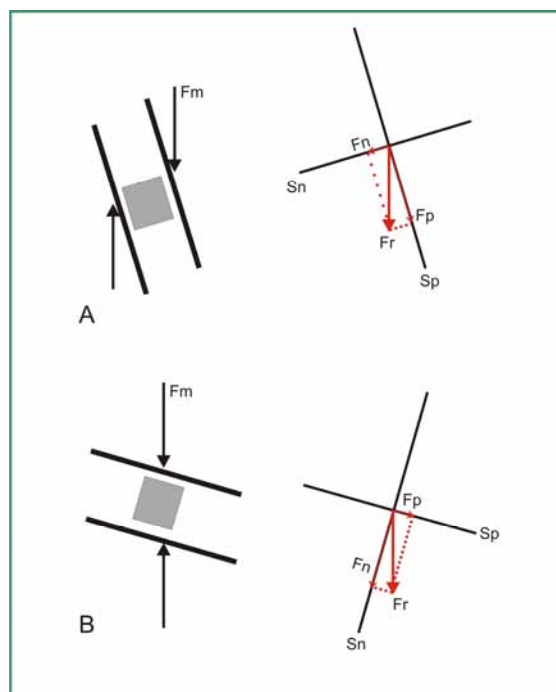
El primero está basado en el modelo de fractura “a” (Figura 10.3). En este caso las tensiones para iniciar las roturas son bajas debido a la geometría de las cúspides y la fragmentación depende entonces de la relación  $R/E^{0.5}$  y de la forma de la partícula. En partículas laminares, el módulo de elasticidad es despreciable y el criterio de fragmentación se reduce a R. El segundo está basado en el modelo de fractura “b” (Figura 10.3). En este caso las tensiones para iniciar las fracturas son elevadas y el criterio queda definido simplemente por la relación  $ER^{0.5}$ . En relación a la morfología molar, el modelo “a” representa idealmente los dientes con cúspides agudas y cuencas restringidas de los insectívoros mientras que el modelo “b” representa los dientes bunodontes con amplias cuencas de los frugívoros o granívoros.

La función de rotura  $f_{(r)}$  está relacionada con el módulo de elasticidad y la resistencia, mediante un índice denominado SQR (*Shearing Quotient Ratio*: Lucas et al. 2002). Este índice viene expresado como la razón  $R/E$ . Valores altos de SQR se correlacionan con tasas de fragmentación bajas, debido a que la resistencia (R) es elevada y superior al módulo de elasticidad. Valores bajos de SQR se correlacionan con tasas de fragmentación elevadas debido a que la resistencia es menor que la elasticidad. Este índice que también se relaciona con la actividad del músculo temporal, es utilizado para caracterizar mecánicamente a los diversos tipos de alimentos consumidos por mamíferos (véase más abajo). Este índice integra las propiedades elásticas, la resistencia inicial a la fractura y de resistencia a la propagación de la fractura de las partículas de alimento.

La aplicación de los modelos mecánicos permiten estudiar el estrés ejercido por los dientes sobre la partícula de alimento y en definitiva, la vía en la que la misma se fracciona (Spears y Crompton, 1995). El estrés inducido sobre la partícula de alimento depende de los ángulos de interacción entre las partículas de alimento y las principales cúspides de los molares superiores e inferiores. Los ángulos más agudos con respecto al plano oclusal generan mayor stress de corte sobre la partícula de alimento que los

más obtusos, los cuales generan mayor stress de compresión. Cuando la superficie de contacto se halla más inclinada la descomposición del vector fuerza sobre la partícula muestra una componente paralela grande, lo cual induce el corte (Figura 10.4). Por el contrario cuando la superficie es más horizontal, la componente mayor de la fuerza es normal a la superficie de la partícula induciendo la rotura por compresión. También el tamaño de la partícula condiciona el estrés inducido. El ángulo de interacción, está determinado por la tangente al punto de contacto entre el diente y la partícula y por el plano oclusal. Una partícula pequeña tiene una superficie de contacto menor lo cual determina una tangente más inclinada en comparación a una partícula más voluminosa (véase Spears y Crompton, 1995). Obviamente, las propiedades mecánicas del alimento determinan la propagación posterior de la fractura. La Figura 10.4 muestra la dinámica de fuerzas que intervienen en el proceso de inicio de fracturas. La posterior propagación está en relación con la forma de la partícula y la morfología de los molares como lo muestra la Figura 10.3. Las vías mecánicas por las cuales la partícula de alimento se fracciona están entonces, en relación directa con el estrés inducido sobre la superficie de la misma (véase Ungar, 2010). Sobre esta base se pueden diferenciar tres modos generales de fraccionamiento, el corte, la compresión y la molienda. En la naturaleza, a excepción de ciertos morfotipos muy especializados (e.g. complejo carnívoro de los Carnívora) los tres procesos ocurren simultáneamente sobre una misma morfología molar.

*Corte (shearing, slicing):* una partícula es sometida a estrés de corte cuando la descomposición del vector fuerza sobre la superficie de la misma tiene una componente normal muy reducida o nula (Fig. 10.4). En términos de morfología dentaria, el diseño óptimo para aplicar estrés de corte es el de los dientes sectoriales. Los pares de hojas antagonistas funcionando bajo un régimen de fuerzas predominantemente verticales (la de los músculos temporales) generan sobre la partícula de alimento una fuerza de fraccionamiento cuyo único componente es paralelo a la superficie. El diseño general debe estar acompañado además por crestas agudas que generen una mínima superficie de contacto y por lo tanto concentren la fuerza en un espacio mínimo sobre el alimento de manera tal que se produzca la indentación y la fractura pueda propagarse. Una morfología de hojas opuestas pero con crestas romas elevará la componente normal de la fuerza y por lo tanto el estrés de corte será menor y estará acompañado por fuerzas compresivas. Este tipo de formas están presentes en los osífragos o quebranta huesos, en los cuales el material procesado es mucho más duro y frágil que el músculo de vertebrados.



**Figura 10.4** Aplicación de una fuerza en función de la inclinación de la superficie. A) Fuerza masticatoria aplicada sobre una superficie inclinada y B) Fuerza masticatoria aplicada sobre una superficie poco inclinada (izquierda). En la columna derecha se grafican los diagramas de fuerzas mostrando la fuerza oclusal resultante. Fm. Fuerza masticatoria, Fp. componente paralela, Fn. componente normal, Fr. Fuerza resultante, Sn. Superficie normal, Sp. Superficie paralela. Modificado de Spears y Crompton (1995).

Compresión (*crushing*): en el sentido opuesto al corte, una partícula de alimento es sometida a un estrés compresivo cuando la descomposición del vector fuerza sobre la superficie de la misma tiene un vector paralelo a la superficie reducido o nulo (Fig. 10.4). Los diseños molares más aptos para la aplicación de estrés compresivo bajo un régimen de fuerzas vertical, es el de las cúspides bunoides actuando sobre amplias superficies casi planas (las cuencas). Este tipo de morfología otorga una amplia superficie de contacto en la cual la fuerza aplicada es completamente normal a la superficie de la partícula de alimento. Los alimentos que pueden ser eficientemente procesados mediante estrés puramente compresivo son aquellos que presentan bajas resistencias iniciales e índices de fragmentación elevados. Los frutos jugosos y turgentes como así también las larvas de invertebrados reúnen estas características (Tabla 10.1).

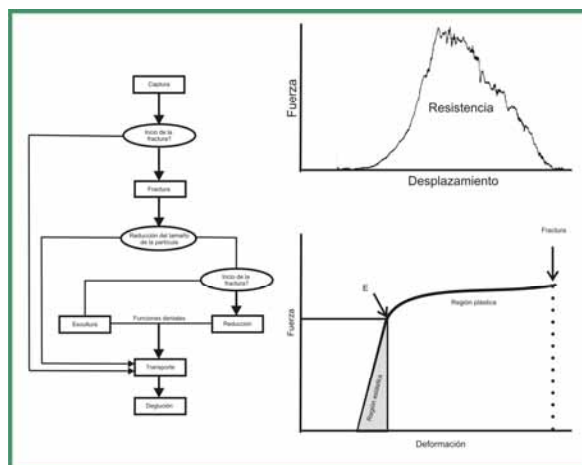
Molienda (*grinding*): la molienda es en realidad el producto de la aplicación simultánea de estrés de corte y compresión sobre una partícula de alimento (Fig. 10.4). La molienda ocurre cuando sobre una superficie plana actúan fuerzas verticales y paralelas a la misma. En términos de morfología dental, en un molar tribosfénico generalizado la molienda tiene lugar cuando el hipocónido se desplaza lateralmente para ocluir sobre el protocono. En este caso, la descomposición del vector fuerza tiene una componente paralela que genera estrés de corte y una componente normal que genera estrés de compresión. El resultado es una acción conjunta de ambas fuerzas sobre toda la superficie de la partícula que está siendo procesada. Existen morfotipos especializados en la molienda como los dientes planos de los roedores.

En este tipo de dientes el régimen de fuerzas es predominantemente propalinal u oblicuo y la morfología está caracterizada por una serie de lofos transversales a la dirección del movimiento que actúan atrapando las partículas de alimento laminar entre las fosas. Los lofos de los dientes antagonistas ingresan en estas fosas con una dirección anterior y la recorren en toda su concavidad. El resultado es una aplicación conjunta de estrés de corte y compresión sobre las laderas de las fosas que genera el fraccionamiento definitivo de la partícula.

### PROPIEDADES FÍSICAS DE LOS ALIMENTOS

La figura 10.5 muestra los distintos estadios en el proceso de masticación. Una vez que el alimento ha sido capturado, el proceso prosigue hacia la fractura de la partícula o directamente hacia la deglución. Si la fractura se inicia, el proceso continúa hacia la reducción en tamaño de la partícula que puede culminar con el transporte y deglución o volver al ciclo y continuar con la reducción y/o escultura de la partícula antes de ser transportada y deglutida en lo que se indica en la Figura 10.5 como funciones dentales. La vía en que se suceden los distintos estadios en el proceso de masticación, transporte y deglución está regulada por la actividad de una serie de mecanorreceptores periodontales (véase más arriba) y depende fundamentalmente de las propiedades físicas de los alimentos.

De los apartados anteriores se desprende que las dos propiedades más importantes de los alimentos que determinan las vías de fractura son la elasticidad o módulo de Young ( $E$ ) y la resistencia a la propagación de la fractura ( $R$ ). Como se mencionó anteriormente estos dos parámetros determinan la función de rotura o fraccionamiento de la partícula de alimento, la cual es a su vez, una medida de la efectividad de la masticación (Agrawal et al. 1997; Lucas et al. 2002). En función de estos dos parámetros físicos se puede establecer una clasificación de los alimentos que caracterice su comportamiento durante la masticación. Antes de establecer esta clasificación es conveniente delimitar algunos términos que son comúnmente utilizados en el estudio de los materiales alimentarios.



**Figura 10.5** Comportamiento de la partícula de alimento durante la masticación (izquierda). Propiedades físicas de los alimentos que condicionan el proceso de masticación (derecha). (Adaptado de Chen, 2009 y Williams et al. 2005)

1) Estrés (*stress*), es la fuerza aplicada por unidad de superficie de la partícula de alimento; 2) Deformación (*strain*), es la superficie sometida a la fuerza sobre la cual se evidencia la deformación y la



fractura; 3) Resistencia inicial (*strenght*), es la resistencia del material al inicio de la fractura, se utiliza para clasificar los materiales como fuertes (*strong*) o débiles (*weak*); 4) Resistencia a la propagación (*toughness*), es la resistencia del material a la propagación de la fractura, se usa para clasificar los alimentos como frágiles (*fragile*) o resistentes (*tough*); 5) Elasticidad (*stiffness*), es la resistencia a la deformación elástica del material se usa para clasificar los materiales en rígidos (*stiff*) o flexibles (*pliant*) y, 6) Plasticidad (*plasticity*), es la resistencia a la deformación plástica del material, permite clasificar los materiales en plásticos o dúctiles (*ductil*) y quebradizos (*brittle*). Los materiales plásticos, presentan módulos de elasticidad bajos, de tal manera que se requiere poca fuerza para superar el límite elástico y provocar una deformación permanente en el material.

Las variables resistencia inicial y resistencia a la propagación son las más claramente relacionadas con la morfología coronaria ya que determina el diseño de las cúspides, cuencas y crestas.

	Duros y quebradizos	Turgentes	Blandos y resistentes	Resistentes y fibrosos
Alimento	Semillas, nuez, almendra, zanahoria, raíces, algunos Insectos duros (Tipos 4-5)	Frutas jugosas, Larvas de insectos	Tejido animal, Insectos blandos (Tipos 1-2)	Gramíneas, piel de frutas
Deformación	Elásticos	Plásticos	Flexibles/viscoelásticos	Flexibles/viscoelásticos
Resistencia inicial	Alta	Baja	moderada	Variable
Resistencia	Baja	Variable	alta	Alta
Índice de fragmentación	Alto	Variable	bajo	bajo

**Tabla 10.1** Clasificación de los alimentos en función de sus propiedades físicas (de Crompton y Hiiemae, 1985, Lucas et al. 2002, Lucas y Peters, 2000, Hiiemae, 2000)

En la tabla 10.1 se muestra una clasificación general de los alimentos más comunes en función de los conceptos definidos anteriormente. Esta clasificación es general ya que la mayoría de los alimentos no son homogéneos espacialmente en cuanto a sus propiedades físicas y las mismas varían además, conforme avanza el proceso de masticación (Lucas et al. 2002). Las plantas presentan defensas mecánicas contra la herbivoría que generan un consumo selectivo por parte de los herbívoros de ciertas partes de las mismas. Por ejemplo, las hojas de las plantas consumidas por el mono aullador (*Alouatta palliata*) en Costa Rica presentan valores diferenciales de resistencia y elasticidad de manera que los monos prefieren comer solo los extremos apicales de las hojas dejando un gran porcentaje de la hoja intacta (Teadford et al. 2006). También la orientación de las fibras puede generar un incremento de la resistencia al responder a la aplicación de una fuerza formando bucles de microfibrillas que funcionan como unidad y aumentan el trabajo necesario para cortar el material (Lucas et al. 1997). Las frutas tienen propiedades diferenciales en el pericarpio y endocarpio (Williams et al. 2005). En el caso de los invertebrados, también se observan propiedades diferenciales de acuerdo a las distintas partes del cuerpo. Algunos componentes como los órganos internos y membranas intersegmentales son flexibles y presentan bajas resistencias iniciales, mientras que los exoesqueletos esclerotizados son rígidos y

presentan altas resistencias iniciales (Evans, 2003). En la literatura existen variados trabajos en los que se ha intentado medir la resistencia y la elasticidad de los principales alimentos consumidos por mamíferos (Strait y Vincent, 1998; Vincent y Wegst, 2004; Williams et al., 2005). Para la problemática analizada en esta tesis, la escala de Freeman (1981) resulta particularmente útil para determinar la dieta de las especies insectívoras. Esta autora clasifica los invertebrados (presas) de acuerdo a la dureza promedio del exoesqueleto y relaciona la proporción de presas de durezas determinadas con la longitud relativa de las crestas cortantes en los molares superiores de quirópteros (predadores). En tal sentido, las especies que predan mayoritariamente sobre insectos blandos (tipo 1 o 2) tienen las crestas más largas que aquellas que predan sobre insectos más duros (tipos 4-5).

## LA INTERACCIÓN ENTRE EL DIENTE Y LA PARTÍCULA DE ALIMENTO

### Los dientes como herramientas

La mecánica involucrada en la fragmentación del alimento depende tanto de las propiedades físicas de la partícula de alimento como de la morfología molar involucrada (Figura 10.3). La teoría de fractura está enfocada mayormente en la estructura de las cúspides (Agrawal et al. 1997; Lucas et al. 2002), sin embargo la morfología molar está caracterizada no sólo por la presencia de cúspides sino también de crestas y valles que tienen una importancia funcional equivalente a las cúspides. La agudeza de las crestas, aunque primariamente determinada por el tamaño corporal (Popowics y Fortelius, 1997) tiene relación con la dieta. Desde el punto de vista mecánico, los ángulos agudos son generadores de fuerzas de corte y los ángulos obtusos de fuerzas de compresión. Un ángulo agudo proporciona un área mínima de contacto entre el diente y el alimento que se traduce en una optimización de la fuerza masticatoria (para una fuerza determinada, a medida que disminuye el área de aplicación aumenta la presión ejercida). Los animales que consumen alimentos con resistencias elevadas (Tabla 10.1) necesitan optimizar la fuerza aplicada por ciclo masticatorio para lo cual son muy efectivas las crestas agudas. En términos de categorías alimentarias las crestas agudas se presentan en los herbívoros pastadores y en los carnívoros que se alimentan de músculo animal. Los folívoros que normalmente consumen hojas de dicotiledóneas como muchos primates, no requieren crestas extremadamente agudas ya que el material que consumen no tiene resistencias muy elevadas (Popowics y Fortelius, 1997; Teadford et al. 2006). En los mamíferos que se alimentan de materiales con resistencias bajas, las crestas no son agudas y en general están reducidas porque simplemente requieren de una fuerza de compresión para fraccionar el alimento. Este tipo de crestas romas se observan en mamíferos frugívoros, en los que se alimentan sobre larvas de insectos, tubérculos y semillas. En este tipo de morfologías, una vez superada la resistencia inicial, que es alta en materiales elásticos y baja en los plásticos la fractura prosigue libremente casi sin resistencia en lo que se denomina una fractura rápida (*sensu* Spears y Crompton, 1996).

Los ángulos agudos de las crestas están controlados por el contacto entre pares de crestas antagonistas que generan un desgaste por atrición manteniendo funcionales a las mismas. Los ángulos obtusos son controlados mayormente por abrasión del material consumido sobre el esmalte y dentina del

diente. Las muelas que portan crestas muy agudas son de corona alta, mantienen una oclusión muy precisa y son funcionales luego de un grado determinado de desgaste, mientras que los portadores de crestas romas son braquiodontes, su oclusión es imperfecta y son funcionales desde su erupción (Popowics y Fortelius, 1997).

Las cuencas cumplen un rol muy importante porque son las regiones del diente donde se lleva a cabo la mayor actividad compresiva. La adición de la actividad compresiva es la característica que distingue funcionalmente al molar tribosfénico de los molares cortantes pre-tribosfénicos (Bown y Kraus, 1979). En las denticiones que enfatizan la actividad de corte las cuencas asociadas están reducidas y por lo general funcionan como una simple traba al desplazamiento vertical de las crestas (e.g. reducción del protocono y talónido en carnívoros). Por el contrario, las denticiones que enfatizan la actividad de molienda o compresiva, presentan un desarrollo relativo de las cuencas superior al de las crestas. Estas cuencas son generalmente poco profundas y proporcionan un área de contacto grande y normal a la dirección del movimiento oclusal que se traduce en el desarrollo de fuerzas de compresión sobre el alimento (Figura 10.4 B).

#### Desgaste dentario

Los patrones de desgaste han sido utilizados tradicionalmente para interpretar la función molar (Butler, 1952; Crompton y Hiiemae, 1970; Kay y Hiiemae, 1974, Rose y Simons, 1977 entre otros). El desgaste sobre el diente tiene dos orígenes, uno debido a la abrasión y otro debido a la atrición. La abrasión es el resultado de la interacción entre la partícula de alimento y el esmalte dentario. Las propiedades físicas de los alimentos juegan un rol fundamental ya que determinan el daño que el alimento puede imprimir en el esmalte (e.g. partículas silíceas en las hojas de monocotiledóneas). La atrición es el resultado del contacto entre el esmalte de dientes antagonistas.

Cada tipo de desgaste tiene características distintivas. El desgaste por atrición se evidencia como superficies planares que exponen dentina en los ápices de las cúspides (Rose y Simons, 1977). El desgaste generado por atrición muestra estrías direccionales que son paralelas a la dirección del movimiento y son producidas por pequeñas partículas de alimento atrapadas entre las crestas.

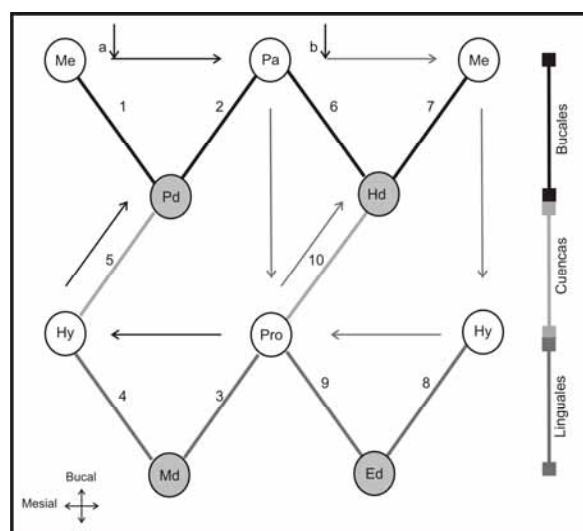
Cada patrón de desgaste refleja la dinámica de la masticación y las distintas etapas de este proceso están asociadas a un tipo particular de desgaste que varía de acuerdo a la dieta del mamífero considerado. Los estadios iniciales de la masticación están dominados por desgaste generado por abrasión, y esto se debe a que el único contacto que se evidencia en esa etapa del ciclo ocurre entre el diente y el alimento (ver Figura 10.2). La etapa rítmica durante la cual se produce el contacto diente-diente, muestra una predominancia de desgaste por atrición. La dirección de las estrías sobre las facetas de desgaste responde a la dirección del movimiento durante cada fase. En la Fase I los movimientos son mayormente verticales, sin embargo el sesgo dietario hacia la omnivoría y herbivoría genera un incremento en los componentes horizontales (ectental y propalinal). La Fase I es aquella donde ocurre el golpe de poder y la actividad de corte tiene lugar en este lapso (Wall et al. 2006). Las facetas de desgaste

durante esta fase se desarrollan en las laderas de las cúspides y crestas a lo largo de las cuales ocurre la mayor actividad de corte. En contraste, la Fase II está dominada por movimientos horizontales que actúan separando el alimento recientemente seccionado durante la Fase I (ver Figura 10.2). Las facetas evidenciadas durante este lapso se dan en las cuencas o superficies planares de los dientes postcaninos y no muestran estriaciones direccionales (Dewar, 2003). El uso proporcional de cada fase de la etapa rítmica está en relación directa con la dieta. Los carnívoros enfatizan la función de corte y la mayor parte o todas sus facetas de desgaste corresponden a la Fase I. Por el contrario, los frugívoros enfatizan la actividad de compresión y por lo tanto la mayor parte de sus facetas corresponden a la Fase II.

Los mamíferos muestran patrones de desgaste variados de acuerdo a sus hábitos tróficos, sin embargo todos parten de un patrón básico que describe las características funcionales del molar tribosfénico generalizado y en la mayoría de ellos se pueden reconocer al menos algunas de las características básicas de este patrón. Aunque existen diferencias en la nomenclatura utilizada para describir el patrón de desgaste tribosfénico generalizado, todos los esquemas reúnen las siguientes características:

a-, están focalizados en la etapa rítmica de la masticación; b- determinan la fase (I o II) en la cual tiene lugar la formación de cada faceta; c- describen la ubicación topográfica de las facetas en relación su posición en la corona (lingual o labial) y d- determinan los pares de cúspides antagonistas responsables de la formación de cada faceta.

Butler (1952) elabora un sistema de nomenclatura de facetas que es uno de los más utilizados, otros autores han planteado esquemas alternativos de nomenclatura de facetas (Crompton, 1971; Kay y Hiiemae; 1974; Kay, 1977; Bown y Krause, 1979). Aunque las similitudes entre los distintos esquemas son muy grandes, el de Butler (1952) tiene una clara interpretación funcional y abarca un espectro amplio de morfologías molares. Este autor clasifica las facetas en tres grupos funcionales: a- facetas que se forman por el contacto entre cúspides bucales de molares antagonistas; b- facetas que se forman por el contacto entre cúspides linguales de molares antagonistas y c- facetas que se forman por el contacto entre superficies planas de dientes antagonistas. Las facetas bucales y las linguales se desarrollan durante la Fase I mientras que las facetas en las superficies planas se desarrollan durante la Fase II. Esta clasificación tiene su correlato morfológico (Figura 10.7). El autor define como punto de inicio para toda la numeración el metacono y comienza numerando entre cúspides adyacentes en el sentido de las agujas del reloj, una vez concluido el primer grupo pasa al segundo y continúa numerando hasta finalizar en la faceta 10 correspondiente a la cuenca del triángulo (ver Figura 10.7).



**Figura 10.7.** Esquema nomenclatural de facetas de Butler (1952). Los puntos a y b marcan los lugares de inicio de la numeración y las flechas indican el sentido de la misma. Las líneas de unión entre las cúspides indican las áreas de contacto entre dientes antagonistas. Los círculos blancos representan las cúspides de los molares superiores mientras que los grises las de los inferiores (Adaptado de Butler, 1980).

El análisis de los patrones de desgaste mediante el estudio de las facetas puede ser utilizado para interpretar la dinámica de la masticación en la dentición bajo estudio. La disposición y desarrollo de cada una de las facetas de oclusión y de contactos apicales es el resultado de una combinación precisa de movimientos masticatorios que se hallan implícitos en los patrones de desgaste. Por ejemplo los mamíferos que presentan masticación propalinal presentan un conjunto de facetas de desgaste que tienen su eje mayor perpendicular a la dirección del movimiento y además se hallan invertidas en forma en la serie inferior con respecto a la superior (véase Rensberger, 1978). Partiendo de los esquemas de desgaste molar, Butler (1980, 1985) en dos trabajos clásicos, interpreta las homologías de las crestas en el patrón molar de roedores y plantea un esquema de tendencias evolutivas para este grupo de mamíferos. Desde un punto de vista más ecológico, los patrones de desgaste son informativos acerca de las propiedades físicas del material que los molares procesan, es decir son informativos acerca de la dieta del mamífero en cuestión. Dewar (2003) analiza el desarrollo porcentual de las distintas facetas de desgaste para obtener un índice de utilización de la Fase I con respecto a la Fase II. Este índice muestra la proporción de desgaste debido a la actividad de corte con respecto a la de molienda y esto claramente se relaciona con las propiedades mecánicas de los alimentos discutidas anteriormente en este capítulo (véase también el Capítulo 2). En este trabajo también se analizan las proporciones entre facetas bucales y linguales y entre el desgaste originado en la Etapa Inicial con respecto a la Etapa Rítmica de la masticación. Un desgaste apical muy notorio es el reflejo de la aplicación de grandes fuerzas de compresión durante los inicios de la masticación. Como se discutió en el apartado sobre la teoría de fracturas, los materiales con altas resistencias iniciales requieren de la aplicación de grandes fuerzas para vencer el módulo elástico y lograr la división efectiva de la partícula de alimento (ver Tabla 10.1). Por esta razón los molares de las especies granívoras o que se alimentan de frutos duros presentan grandes desgastes apicales que

responden a la elevada resistencia inicial de la cubierta de las semillas. Lo mismo sucede con las especies carnívoras que ocasionalmente consumen material óseo y por supuesto con aquellas que se alimentan exclusivamente de esta fuente de alimento (osífragos).

## ESTIMACIÓN DE DIETA EN MAMÍFEROS EXTINTOS

La interpretación de las adaptaciones tróficas de los mamíferos extintos tiene al menos dos connotaciones importantes. En primer lugar, la dieta es uno de los componentes más importantes del nicho ecológico, sino tal vez el más importante (véase Hume, 1999). La vía en la cual un organismo extrae los nutrientes del medio determina en gran medida su capacidad de sobrevivir dejando descendencia (Randall et al. 1997). En segundo lugar, la interpretación de los hábitos tróficos en mamíferos extintos tiene un correlato directo con el contexto paleomambiental en el que ese mamífero vivió.

Los métodos utilizados en la estimación de dieta en mamíferos extintos han variado a lo largo de los años en función del desarrollo tecnológico y de las técnicas estadísticas disponibles (microscopía electrónica, desarrollo informático, tomografías, scanners etc.). Sin embargo, el punto de partida para cualquier estudio paleodietario ha sido siempre el análisis la morfología dentaria, por la razón lógica de que la dentición interviene en las fases iniciales del proceso digestivo (Randall et al., 1997). Los paleontólogos han hecho uso históricamente de las comparaciones morfológicas con especies vivientes para elaborar hipótesis acerca de la dieta de taxones extintos basados en la suposición de que los dientes son buenos indicadores de la dieta (Kay y Hylander, 1978). Son innumerables los aspectos de la morfología dentaria, particularmente de los molares que tienen relación con la dieta. El tamaño de los molares está correlacionado con el uso de frutos como principal elemento de la dieta (Teadford y Ungar, 2000), los mamíferos frugívoros tienen superficies oclusales proporcionalmente mayores que los insectívoros, carnívoros o folívoros. La altura de la corona es considerada una variable que refleja el grado de abrasión del alimento consumido. Los mamíferos pastadores que consumen hierbas con alto contenido de partículas silíceas presentan dientes hypsodontes (véase Janis, 1988, 2008). La morfología general de los molares, caracterizada por variables como la agudeza de las cúspides, profundidad y amplitud de las cuencas y la longitud de las crestas refleja las propiedades físicas de los alimentos (e.g. Kay, 1975; Strait, 1993; Butler, 2000; Kay et al. 2004; Popowics y Fortelius, 1997; Spears y Crompton, 1995; Lucas y Peters, 2000; Evans, 2003; 2005; Evans et al. 2005; Ungar, 2004). El grosor del esmalte es una variable también informativa acerca de la dieta (Schwartz, 2000) al igual que la configuración de la microestructura del esmalte. Esta última responde a las demandas mecánicas en las distintas partes del diente que a su vez están en relación con las propiedades físicas de los alimentos procesados (véase Rensberger, 2000). El análisis del desgaste molar, tanto a nivel macroscópico (patrones de desgaste y mesodesgaste) como microscópico, aporta información muy relevante sobre los hábitos tróficos. El mesodesgaste ha sido estudiado recientemente en ungulados y ha demostrado ser un buen indicador de la dieta, al menos en mamíferos herbívoros (Fortelius y Solounias, 2000; Solounias y Semprebon, 2002; Kaiser y Fortelius, 2003; Franz-Odenaal y Solounias, 2004; Kaiser y Croitor, 2004). En cuanto al

desgaste a nivel microscópico, la cantidad y variedad de marcas sobre la superficie del esmalte (estrías o puntuaciones) ha sido correlacionada con el consumo intensivo de pastos o el ramoneo de las hojas de arbustos (Walker et al. 1978; Ungar, 1996) aunque los resultados parecen reflejar el último semestre de vida del animal. Recientemente se ha cuestionado el valor de los estudios de microdesgaste para la determinación de la dieta (Sanson et al. 2007) dado que al parecer son las partículas de polvo ambiental y no los fitolitos de sílice los responsables de las marcas sobre la superficie del esmalte.

Con la facilitación del acceso a las nuevas tecnologías de adquisición de imágenes, sobre todo aquellas tridimensionales, los estudios paleodietarios han experimentado un salto cualitativo en lo que respecta a la posibilidad de evaluar nuevas y cada vez más informativas variables morfológicas y funcionales. El escaneo tridimensional de la corona molar ha permitido evaluar por ejemplo, la capacidad de flujo del alimento en las cuencas molares o la evolución de las crestas con el progreso del desgaste y sus implicancias funcionales sobre la masticación (Evans, 2005). Los estudios basados en imágenes tomadas con microscopios confocales (Jernvall y Selanne, 1999) han modificado la visión de la morfología molar y han posibilitado el análisis topográfico de la dentición con resultados cada vez más prometedores desde el punto de vista de la morfología funcional (Ungar y Williamson, 2000, Evans et al. 2001; Ungar, 2005 y véase también Teadford, 2003).

Las estimaciones de dieta basadas en la morfología dentaria han recibido algunas críticas que están basadas fundamentalmente en la existencia de compensaciones funcionales del sistema digestivo en las poblaciones actuales (véase Sanson, 1996). En el caso de los mamíferos herbívoros por ejemplo, la posición relativa de la cámara de fermentación y las mayores áreas absortivas del intestino tienen importantes consecuencias en el tipo de dentición. Los fermentadores posteriores y muchos anteriores no rumiantes, mastican el alimento una sola vez, en tanto que los rumiantes pueden regurgitar y masticar el alimento varias veces. En estos casos, los sistemas de digestión química del alimento compensan las adaptaciones dietarias de la dentición (diente con mayor refuerzo coronario en los fermentadores posteriores) y por esta causa los dientes no son adecuados predictores de la dieta. Otro ejemplo de esta situación lo constituye el oso panda (*Ailuropoda*) que se alimenta principalmente de caña de bambú. Los dientes del panda son de carácter bunodonte y muy amplios (como en todos los úrsidos) y, consecuentemente, están pobremente adaptados para masticar material vegetal, particularmente el bambú. Además, el estómago del mismo es simple, su intestino es más diminuto que el de cualquier carnívoro, no tiene ciego y el cólon es muy corto. Los pandas son muy ineficientes en la digestión del bambú y aparentemente compensan esta falencia con un alto consumo y un rápido pasaje del alimento por el intestino. Sin embargo y a pesar de la existencia de compensaciones, los elementos dentarios están directamente relacionados con las propiedades físicas de los alimentos de manera que la morfología molar, conjuntamente con otras adaptaciones dentarias permiten separar con bastante precisión los distintos grupos tróficos. Por ejemplo, la morfología de la corona, el índice de hypsodondia y el microdesgaste dentario son evidencia suficiente para separar a los herbívoros ramoneadores de los pastadores. Esto es de extrema importancia a la hora de realizar inferencias acerca del ambiente, ya que

los primeros, al alimentarse de hojas de árboles y/o arbustos son buenos indicadores de ambientes forestales, mientras que los segundos, al alimentarse fundamentalmente de gramíneas, permiten inferir la existencia de sabanas herbáceas y pastizales. (Véase Pascual et al, 1996).

Adicionalmente, otro factor que influye notoriamente en la dieta es el tamaño corporal. Los mamíferos pequeños tienen tasas de demanda energética mucho más altas que aquellas de los de gran tamaño, y usualmente consumen más nutrientes y alimentos de fácil digestión, como néctar, semillas, frutos e insectos. El alimento vegetal contenido en las hojas, rico en carbohidratos estructurales de baja digestibilidad, es aprovechado fundamentalmente por los mamíferos de mayor talla. La digestibilidad se ve incrementada por una mayor preparación física en la boca, la cual se refleja en los dientes. Los herbívoros con el mismo tipo de dientes y diferente tamaño corporal, deben consumir diferentes alimentos para compensar los distintos requerimientos energéticos. Hay límites para el tamaño corporal, debajo de los cuales un mamífero herbívoro no puede sostenerse. El tamaño depende de la estrategia digestiva, los fermentadores posteriores son más hábiles para existir a tamaños pequeños que los fermentadores anteriores (véase Hume, 1999). Los carnívoros están menos afectados por estas consideraciones, pero también los atañen los problemas de escala. Los pequeños carnívoros, los insectívoros, son consumidores de animales de tamaño equivalente al propio. La resistencia del exoesqueleto puede ser prohibitiva sin precisas y sutiles adaptaciones dentarias. Los insectos tienen distribuciones en parche, pero una vez obtenidos son un excelente recurso para los pequeños predadores. Los grandes carnívoros no necesitan especiales adaptaciones dentarias para consumirlos, a causa del excesivo poder de sus sistemas masticatorios. Sin embargo, la limitación a este consumo está dada en que el tamaño y la distribución de los insectos no son suficientes para sostener un organismo de gran porte, de este modo prefieren utilizar otras fuentes tales como los vertebrados.

Teniendo en cuenta las consideraciones anteriores, la estimación precisa de la dieta en mamíferos extintos parece estar sujeta a la naturaleza del material fosilizado. Cuanto más y mejores preservados elementos del aparato masticatorio estén disponibles al investigador, mayor será la información que este pueda extraer del registro fósil. Sin embargo, considerando el caso más común, en que solo se han preservado elementos molares aislados, es igualmente abundante la información paleodietaria que puede extraerse del mismo. Un solo molar permite realizar inferencias sobre la base de la morfología coronaria, el patrón de desgaste, el tamaño corporal y las innumerables variables relacionadas con este último parámetro que informan sobre los aspectos ecológicos del taxón bajo estudio. Recientemente se ha descrito un método isotópico para estimar la temperatura corporal del animal a partir del análisis isotópico del esmalte dentario (Eagle, 2010). Este método puede aplicarse a un único elemento dentario y obtener un dato fundamental sobre el metabolismo energético de un mamífero. De modo que, a pesar de las compensaciones mencionadas en párrafos anteriores, las inferencias extraídas de una única fuente, aún sin ser inequívocas (véase Kay & Hylander, 1978) han demostrado ajustarse adecuadamente con los hábitos alimentarios de los mamíferos actuales (e. g. Walker et. al., 1978; Janis, 1984, 1988).



## PARTE III. RESULTADOS

## CAPÍTULO 11. ANÁLISIS ECOMORFOLÓGICO EN ESPECIES VIVIENTES

## VARIABLES MORFOMÉTRICAS

Los resultados de las variables morfométricas discutidas en este apartado están basados exclusivamente en medidas tomadas sobre los segundos molares inferiores de cada especie (Tabla 11.1). La muestra está compuesta por 25 especies de mamíferos para los cuales la información relativa a la dieta y la masa corporal fue tomada de la literatura (Tabla 11.1).

ESPECIE	n	B/L	F1/ F2	R TRI/ TAL	A TAL/ TRI	L TAL/ TRI	LC/LT	PWA	MC (g)	DIETA	REF
<i>Lutreolina crassicaudata</i>	12	8.75	11.32	0.37	0.67	0.62	1.55	77.36	530.00	FAU	1
<i>Lestodelphys halli</i>	3	5.49	7.78	0.41	0.19	0.20	1.87	81.30	75.00	FAU	2, 3
<i>Philander opossum</i>	1	3.13	2.24	0.18	0.36	0.33	1.13	79.25	450.00	FAU	4
<i>Chironectes minimus</i>	2	3.59	3.00	0.30	0.48	0.48	1.79	79.00	697.00	FAU	5
<i>Alouata caraya</i>	3	5.21	1.03	0.02	6.94	5.06	1.01	44.00	7000.00	FRU	6
<i>Cercopithecus</i>	4	0.92	1.42	0.05	1.02	1.00	1.15	35.00	4000.00	FRU	7
<i>Caluromys philander</i>	1	1.98	1.13	0.17	1.29	1.08	1.41	68.37	300.00	FRU	8
<i>Ateles geoffroyi</i>	3	3.10	0.53	0.08	0.76	0.81	1.09	15.00	7267.50	FRU	5
<i>Petaurus breviceps</i>	1	2.15	0.64	0.02	0.52	0.47	1.21	22.00	110.00	INS	9
<i>Cryptonanus unduaviensis</i>	1	3.66	5.15	0.40	0.82	0.78	1.35	77.89	27.00	INS	9
<i>Hyladelphys kalinowsky</i>	1	7.44	2.63	0.29	0.77	0.72	1.21	73.62	16.30	INS	7
<i>Dactylopsila trivirgata</i>	1	4.24	1.20	0.01	0.73	0.74	1.02	15.00	423.00	INS	10
<i>Monodelphis domestica</i>	3	6.94	6.58	0.30	0.53	0.45	1.96	78.00	81.00	INS	7
<i>Aotus azarae</i>	3	1.96	1.50	0.25	1.34	1.15	1.19	20.00	800.00	I/F	16
<i>Dromiciops gliroides</i>	3	3.59	1.67	0.28	0.91	0.85	1.50	74.83	40.00	I/F	1
<i>Micoureus demerare</i>	1	3.44	2.89	0.30	0.62	0.60	1.54	74.00	100.00	I/F	7
<i>Phascogale cinerea</i>	1	0.87	0.65	0.02	0.97	1.00	1.95	15.00	8450.00	FOL	7
<i>Eulemur fulvus</i>	5	3.74	0.81	0.16	1.15	1.30	1.41	69.00	3000.00	FOL	11
<i>Pseudocheirus peregrinus</i>	1	1.79	0.99	0.01	1.23	0.97	2.23	45.00	700.00	FOL	12
<i>Trichosurus vulpecula</i>	1	2.62	1.36	0.03	0.79	0.73	1.44	33.00	2850.00	FOL	13
<i>Semnopithecus sp.</i>	3	1.12	1.19	0.04	0.97	0.91	1.15	22.00	11450.00	FOL	7
<i>Papio anubis</i>	3	2.65	0.75	0.06	0.60	0.60	1.17	43.00	19500.00	FOL	6
<i>Didelphis albiventris</i>	12	4.51	2.90	0.24	0.83	0.73	1.16	68.33	1500.00	OM	14
<i>Colobus sp.</i>	1	2.79	1.33	0.03	1.70	1.60	1.69	47.00	11000.00	GRA	15
<i>Macrotis lagotis</i>	1	3.25	1.98	0.20	0.97	0.83	1.43	70.00	1550.00	GRA	17, 5

Tabla 11.1. Variables morfométricas y desgaste en mamíferos actuales. Referencias: 1. Cáceres et al. (2002); 2. Martín (2005); 3. Redford y Eisenberg (1992); 4. Rodrigues y Marinho-Filho (1995); 5. Grzimek (1990); 6. Julien-Laferriere (1990); 7. Nowak (1999); 8. Galliez, de Souza Leite, Lopes Queiroz y dos Santos Fernandez (2009); 9. Voss y Jansa (2003); 10. Linares (1998); 11. Barnett y How (1984); 12. Smith y Hume (1984); 13. Gron (2008); 14. Gardner (1982); 15. Harrison (1986); 16. Aizen(2000); 17. Humble (2006).

## Relieve entre el trigónido y el talónido

Esta variable muestra diferencias notables en las medianas de las categorías tróficas asociadas al consumo de materia de origen animal (faunívoros, insectívoros e insectívoro/frugívoros) y aquellas asociadas al consumo de materia vegetal (granívoros, frugívoros y folívoros). Los omnívoros, representados en esta muestra por *Didelphis albiventris* (Tabla 11.1) exhiben valores más cercanos a los consumidores de materia animal que a los consumidores de materia vegetal (Fig.11.1).

Los consumidores de materia animal presentan valores de las medianas superiores a 0.25. Los rangos delimitados por el primer y tercer cuartil que configuran la caja para cada categoría son variables mostrando los insectívoros el rango de mayor amplitud. Este resultado es esperable dado que esta variable tiene relación con la dureza del exoesqueleto la cual varía en una escala de 1 a 5 (Freeman, 1981; Tabla 8.2). En este sentido, se espera que los valores más bajos de relieve correspondan a insectívoros especializados en el consumo de insectos de dureza elevada (tipos 4 o 5), y por el contrario, los valores elevados correspondan a los insectívoros que depredan sobre especies de dureza baja (1 o 2). Los insectívoro/frugívoros tienen valores de la mediana similares a los insectívoros estrictos. Los faunívoros tienen el valor más alto de la mediana y este resultado es esperable ya que el incremento en la altura del protocónido es una de las características que acompañan a la especialización en el consumo de vertebrados.

Los consumidores de materia vegetal muestran las medianas con valores inferiores a 0.2. Las diferencias entre las distintas categorías de herbívoros son menores, tanto en el valor absoluto de las medianas como en la amplitud de los rangos.

Aunque hay un amplio solapamiento de rangos entre los consumidores de materia animal (más específicamente los insectívoros) y los consumidores de materia vegetal (Fig. 11.1) hay un límite superior para la mediana de los consumidores primarios, el que puede ser utilizado como criterio complementario en la predicción de dieta en las especies fósiles. Este límite corresponde en el gráfico a la línea de 0.2 la cual marca el tope a los valores máximos de los consumidores primarios. En este sentido, se puede establecer que los relieves superiores a 0.2 indican más probablemente hábitos faunívoros o insectívoros que herbívoros en el sentido más amplio del término. Sin embargo, para evaluar el verdadero potencial predictivo de esta variable debe ampliarse necesariamente el tamaño muestral. Aquí el relieve entre el trigónido y el talónido será utilizado como criterio complementario en la estimación de dieta en los taxones extintos.

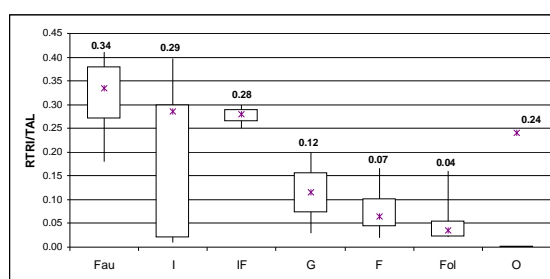


Figura 11.1 Relieve entre el Trigónido y el talónido por categoría trófica  
Área relativa del talónido

Esta variable es un índice compuesto por las superficies oclusales del talónido y del trigónido. El valor 1 indica que ambas superficies son equivalentes, mientras que los valores superiores indican una expansión del talónido a expensas del trigónido. Los valores inferiores a 1 indican una expansión del trigónido a expensas del talónido. La figura 11.2 indica que los granívoros y particularmente los frugívoros tienen las medianas por encima de 1. Los frugívoros, además, exhiben valores máximos muy altos (Tabla 11.1) y tienen el primer cuartil también por encima de 1 (Fig. 11.2). Los folívoros y los

insectívoro/frugívoros se aproximan a 1 en los valores de sus medianas y los rangos se distribuyen equitativamente alrededor de este valor. Los insectívoros y los faunívoros tienen valores de las medianas inferiores a 1 y los faunívoros, particularmente, se encuentran por debajo de 0.5.

Esta variable permite establecer ciertos valores límite que pueden ser usados como criterios de predicción de dieta en las especies extintas:

Valores  $>1$ : granívoros o frugívoros, caracterizados por talónidos expandidos superficialmente en relación al trigónido.

Valores  $=1$ : folívoros o insectívoro/frugívoros, caracterizados por talónidos superficialmente equivalentes a los trigónidos.

Valores  $<1$ : insectívoros estrictos o faunívoros, caracterizados por talónidos comprimidos superficialmente en relación a los trigónidos.

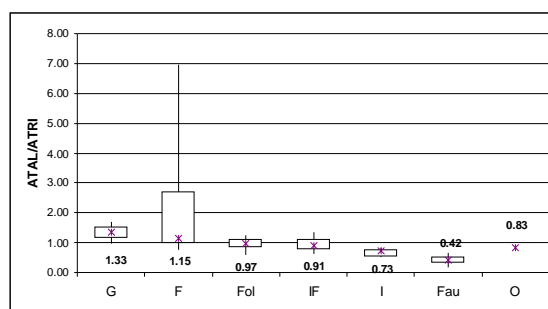


Figura 11.2 Área relativa del talónido por categoría trófica  
Longitud relativa del talónido

Este índice, al igual que el anterior, constituye una medida de la compresión o expansión del talónido en relación al trigónido. El valor 1 indica que las longitudes de ambas estructuras son equivalentes, el valor superior a 1 indica que el talónido es más largo que el trigónido y el valor inferior a 1 indica que el talónido está comprimido en sentido antero-posterior en relación al trigónido.

La figura 11.3 muestra el comportamiento del índice en función de las categorías tróficas. Los frugívoros y los granívoros tienen las medianas y los cuartiles por encima de 1. Los folívoros y los insectívoro-frugívoros oscilan alrededor de 1 mientras que las medianas de los insectívoros estrictos y de los faunívoros se localizan por debajo de 1.

Al igual que para el índice anterior (ATRI/ATAL), los valores de las medianas permiten establecer criterios de decisión en la estimación de dieta en especies extintas:

Valores  $>1$ : granívoros o frugívoros, caracterizados por talónidos expandidos longitudinalmente en relación al trigónido.

Valores  $=1$ : folívoros o insectívoro/frugívoros, caracterizados por talónidos longitudinalmente equivalentes a los trigónidos.

Valores  $<1$ : insectívoros estrictos o faunívoros, caracterizados por talónidos comprimidos longitudinalmente en relación a los trigónidos.

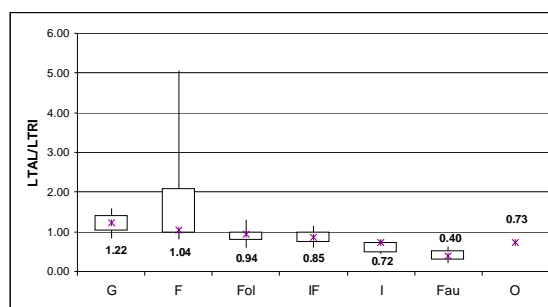


Figura 11.3. Longitud relativa del talónido por categoría trófica.

*Longitud relativa de las crestas*

Esta variable mide la relación entre la extensión total de las crestas y la longitud total del diente. En esta muestra los resultados de las medianas son superiores a 1 en todas las categorías tróficas. Los valores más altos de longitud relativa de crestas corresponden a los faunívoros, mientras que los más bajos a los frugívoros (Fig. 11.4). Sin embargo, se verifica un amplio solapamiento en las categorías intermedias, lo que imposibilita el uso de la variable como criterio preciso en la asignación de categorías dietarias. Aquí será utilizado de manera complementaria a las restantes variables medidas, teniendo en cuenta que los valores más bajos, cercanos a 1 e incluso inferiores, ocurren mayoritariamente en los frugívoros, mientras que los valores cercanos a 1.5 e incluso superiores ocurren en faunívoros, granívoros y folívoros (Fig. 11.4). Los insectívoros tienen valores variables que deben estar en función del tipo de insectos consumidos y de la proporción de ítems complementarios incorporados en la dieta. En este sentido, es esperable que los insectívoros que depredan sobre insectos blandos tengan valores de este índice similares a los de los faunívoros, mientras que aquellos que depredan sobre insectos duros tengan valores cercanos a los de los frugívoros.

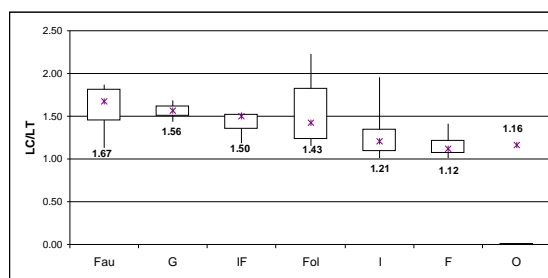


Figura 11.4. Longitud relativa de las crestas por categoría trófica.

*Inclinación de la pared distal del trigónido*

La distribución de las medianas para este parámetro muestra que los ángulos más pronunciados ( $>70^\circ$ ) se observan primordialmente en los taxones de hábitos faunívoros, insectívoros e insectívoros frugívoros. Los ángulos más bajos están presentes en los frugívoros y folívoros ( $<40^\circ$ ), mientras que los ángulos intermedios (entre  $70^\circ$  y  $40^\circ$ ) están presentes en granívoros. Los omnívoros se localizan también en este rango. Los insectívoros, sin embargo, muestran una amplitud de caja muy grande que se extiende a lo largo de las tres zonas. Esto se debe, como sucede con otros índices, al amplio espectro de durezas presente en los exoesqueletos de los invertebrados. Aquí se ha incluido un número mínimo de insectívoros, si bien es muy probable que el incremento en el tamaño muestral desplace la posición de la mediana y el rango de los cuartiles. De todas maneras, es esperable que los insectívoros que depredan

sobre insectos de durezas elevadas (4 o 5) muestren ángulos de inclinación bajos en la pared distal del trigónido, mientras que aquellos que consumen insectos de dureza baja muestren ángulos más elevados.

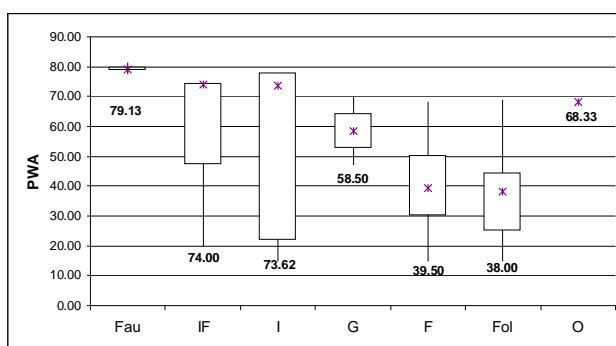


Figura 11.5. Inclinación de la pared distal del trigónido por categoría trófica.

## CARNIVOROS ESPECIALIZADOS

La Tabla 11.2 muestra los valores de las variables morfométricas para un conjunto de especies de Carnívora.

ESPECIE	MC (Kg)	PD	RGa	RPS	PS	TAL mc	Lp/Lmc	Ltrigmc/Lmc	DIETA	Ref
<b>Hyaenidae</b>										
<i>Hyaena hyaena</i>	44,00	35,18	0,33	2,47	0,58	2	0,95	0,78	Hi/H	1,3
<i>Hyaena brunnea</i>	42,00	32,59	0,27	3,14	0,70	2	0,85	0,82	Hi/H	1,3
<i>Crocuta crocuta</i>	55,00	32,59	0,13	2,86	0,68	1	0,78	0,90	Hi/H	1,3
<i>Crocuta spelaea</i>	52,00	32,40	0,15	2,90	0,62	1	0,75	0,90	Hi/H	1,3
<b>Canidae</b>										
<i>Canis adustus</i>	7,00	14,90	0,93	2,25	0,49	3	0,56	0,65	Om	4
<i>Canis aureus</i>	7,00	14,81	0,90	2,22	0,46	3	0,56	0,65	Om	4
<i>Canis latrans</i>	13,00	18,98	0,80	2,10	0,45	3	0,61	0,73	Om	4
<i>Canis lupus</i>	43,00	29,45	0,65	2,61	0,52	3	0,54	0,68	Hi/C	4
<i>Canis mesomelas</i>	7,00	15,26	0,75	2,24	0,47	3	0,53	0,65	Me	4
<i>Canis rufus</i>	23,50	26,79	0,54	2,09	0,43	3	0,56	0,68	Me	4
<i>Lycalopex culpaeus</i>	11,60	19,84	0,50	2,31	0,42	3	0,67	0,70	Me	4
<i>Culpes lagopus</i>	3,50	13,00	0,77	2,36	0,46	3	0,65	0,72	Me	4
<i>Culpes zerda</i>	1,50	7,76	0,58	1,64	0,33	3	0,64	0,66	Me	4
<i>Culpes velox</i>	2,50	9,45	0,49	2,17	0,39	3	0,61	0,67	Hi/C	4
<i>Culpes vulpes</i>	7,00	14,44	0,76	2,23	0,45	3	0,61	0,72	Me	4
<b>Felidae</b>										
<i>Panthera onca</i>	87,00	31,99	0,00	2,27	0,50	1	0,97	1,00	Hi/C	5
<i>Panthera leo</i>	189,00	37,98	0,00	1,66	0,46	1	0,90	1,00	Hi/C	5
<i>Panthera tigris</i>	189,00	39,58	0,00	1,53	0,45	1	0,83	1,00	Hi/C	5
<i>Puma concolor</i>	58,00	24,15	0,00	2,34	0,53	1	0,85	1,00	Hi/C	5

<i>Puma yaguarundi</i>	7,00	8,84	0,00	1,41	0,43	1	0,83	1,00	Hi/C	5
<b>Fósiles</b>										
<i>Pachycrocuta brevirostris</i>	110,00				0,62	1	0,82	0,62	Hi/H	3
<i>Hyaenodon brevirostris</i>					0,54	1			Hi/H	2
<i>Borophagus diversidens</i>					0,73	1			Hi/H	2

Tabla 11.2. Variables morfométricas en carnívoros vivientes (*Carnivora*). Referencias: 1. Werdelin (1987); 2. Werdelin (1989); 3. Palmqvist et al. (2011); 4. Van Valkenburgh (1991); 5. este estudio.

#### Profundidad del dentario debajo del molar carnívero (PD)

Se plotó la profundidad del dentario debajo del molar carnívero en función de la masa corporal y se calculó la ecuación de regresión por mínimos cuadrados que relaciona ambas variables en escala logarítmica. Se observa una relación positiva entre ambas variables ( $r^2 = 0.88$ ) con los hipercarnívoros quebrantahuesos mostrando los valores más elevados de la variable dependiente. Los hipercarnívoros comedores de carne se distribuyen por debajo de la recta de regresión a excepción de *P. concolor* que muestra valores PD muy cercanos a los Hyaenidae (Tabla 11.2). Los mesocarnívoros muestran valores de PD tanto superiores como inferiores a la recta y los omnívoros se distribuyen muy próximos a la recta.

Los resultados muestran que la altura del dentario debajo del molar carnívero aumenta en función del tamaño corporal. Sin embargo, en los carnívoros adaptados a la rotura de huesos, el dentario es comparativamente más robusto debajo de la junta p4-m1.

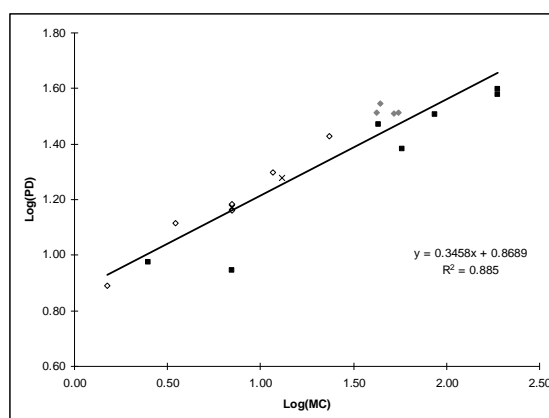


Figura 11.6. Profundidad del dentario debajo del molar carnívero (PD) en función de la masa corporal en las especies de *Carnivora* de la Tabla 12.2. Referencias: rombos grises (Hiperarnívoros/H); cuadrados negros (Hiperarnívoros/C); rombos blancos (Mesocarnívoros); cruces (omnívoros).

#### Área relativa de molienda (RGA)

Esta variable es un excelente criterio discriminante de las distintas categorías de carnívoros. Como se puede observar en la Fig. 11.7, las medianas de los hipercarnívoros se encuentran por debajo de 0.3 unidades del índice mientras que la de los mesocarnívoros y omnívoros se hallan entre 0.6 y 0.7 y por encima de 0.8 respectivamente. A fin de establecer un criterio para aplicar a las especies extintas aquí se considera que los valores mínimos de los mesocarnívoros (0.5) constituyen el umbral superior para la hipercarnivoría. Del mismo modo el valor mínimo para los omnívoros (0.8), constituye el umbral

superior para los mesocarnívoros. A modo de síntesis los valores críticos que se pueden utilizar para determinar la dieta de las especies extintas son:

$RGA < 0.5$ : hipercarnívoros

$0.5 < RGA < 0.8$ : mesocarnívoros

$RGA > 0.8$ : omnívoros

Con respecto a la discriminación entre hipercarnívoros quebrantahuesos y comedores de carne, los primeros tienen valores más altos de la mediana ( $RGA=0.21$ ) mientras que los comedores de carne tienden a tener valores cercanos o iguales a cero de RGA.

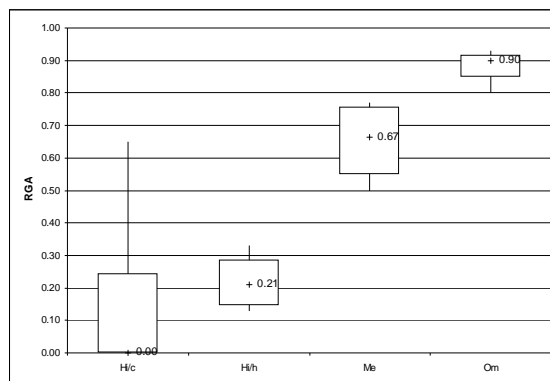


Fig.11.7 Área relativa de molienda. Los rótulos numéricos corresponden a las medianas para cada categoría. Hi/C, hipercarnívoro (carne); Hi/h, hipercarnívoro (hueso); Me, mesocarnívoro; Om, omnívoro.

#### *Tamaño relativo del premolar inferior más grande (RPS)*

Los resultados de esta variable permiten discriminar entre hipercarnívoros quebrantahuesos y las restantes categorías tróficas. Aunque hay un ligero solapamiento entre los rangos de los hipercarnívoros, los valores de las medianas están ampliamente separados (Fig. 11.8). El valor mínimo para los quebrantahuesos es de 2.47, mientras que el máximo para los comedores de carne es de 2.61. En función de estos valores y teniendo en cuenta las diferencias en los valores de las medianas, se establece como criterio para determinar la dieta en especies extintas la siguiente relación:

- $RPS > 2.6$  Hipercarnívoro quebrantahuesos
- $RPS < 2.6$  Hipercarnívoro comedor de carne, mesocarnívoro u omnívoro.

Teniendo en cuenta que el RPS es una medida del tamaño del premolar inferior más grande relativa al tamaño corporal, se establece entonces que los quebrantahuesos tienen premolares proporcionalmente más robustos que los comedores de carne de igual masa corporal.

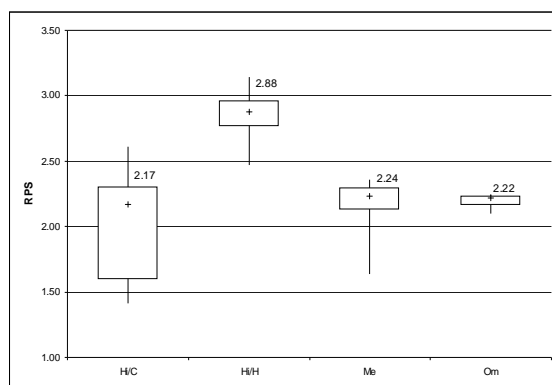


Fig.11.8 Tamaño relativo del premolar inferior más grande. Los rótulos numéricos corresponden a las medianas para cada categoría. Hi/C, hipercarnívoro (carne); Hi/H, hipercarnívoro (hueso); Me, mesocarnívoro; Om, omnívoro.

#### Forma del premolar inferior más grande (PS)

Los resultados de esta variable permiten discriminar entre hipercarnívoros quebrantahuesos y las restantes categorías tróficas. Tanto los valores de la mediana como los máximos y mínimos son notablemente más elevados para los quebrantahuesos que para los restantes carnívoros (Fig. 11.9). Dada la falta de solapamiento entre los valores de PS para los hipercarnívoros, se establece como criterio discriminante el valor mínimo de PS de quebrantahuesos. En tal sentido, si:

- PS > 0.58: se trata de un hipercarnívoro quebrantahuesos.
- PS < 0.58: es un hipercarnívoro comedor de carne, mesocarnívoro u omnívoro.

Teniendo en cuenta que PS es una medida de la relación entre el ancho y el largo del premolar inferior más largo, de los resultados aquí presentados se desprende que los hipercarnívoros quebrantahuesos tienen premolares inferiores comparativamente más anchos que los restantes carnívoros.

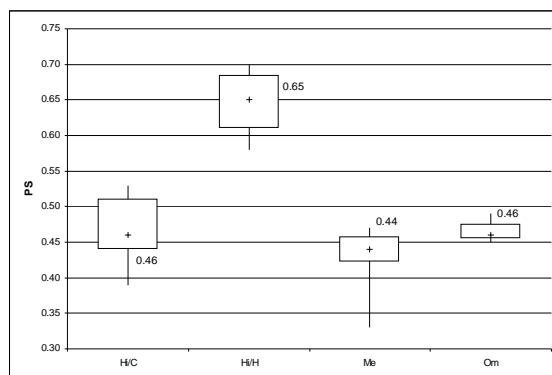


Figura 11.9. Forma del premolar inferior más grande. Los rótulos numéricos corresponden a las medianas para cada categoría. Hi/C, hipercarnívoro (carne); Hi/H, hipercarnívoro (hueso); Me, mesocarnívoro; Om, omnívoro.



*Longitud relativa del premolar inferior más grande (Lp/Lmc)*

Los resultados de esta variable permiten separar a los hipercarnívoros (Hi/H + Hi/C) de los mesocarnívoros y de los omnívoros. Los valores de las medianas son notablemente más altos para los hipercarnívoros (Fig. 11.10). Aunque los hipercarnívoros muestran un rango relativamente amplio de valores Lp/Lmc, debido fundamentalmente a los Hi/C, los cuartiles inferiores se hallan por encima de 0.7. Los mesocarnívoros, por su parte, muestran valores de la mediana y de los cuartiles superiores por debajo de 0.7. Los omnívoros muestran valores aun más bajos de las medianas y de los cuartiles superiores (<0.6). En función de estos resultados se establecen como criterios de discriminación entre categorías los siguientes valores críticos:

- Lp/Lmc > 0.7: hipercarnívoros
- Lp/Lmc < 0.7: mesocarnívoros u omnívoros

La separación entre mesocarnívoros y omnívoros es difícil de establecer debido a que la muestra de omnívoros es pequeña en comparación con las restantes categorías. De todas maneras, el uso conjunto de este índice y los restantes tratados en este apartado permite resolver esta falta de potencia del índice.

En líneas generales, los resultados de esta variable indican que los hipercarnívoros tienen los premolares inferiores más grandes, comparativamente más largos que los restantes carnívoros.

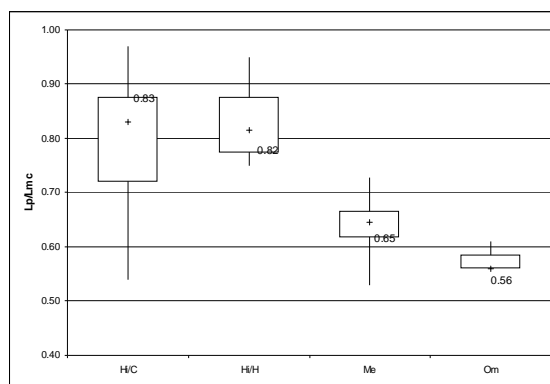


Figura 11.10. Longitud relativa del premolar inferior más grande. Los rótulos numéricos corresponden a las medianas para cada categoría. Hi/C, hipercarnívoro (carne); Hi/H, hipercarnívoro (hueso); Me, mesocarnívoro; Om, omnívoro.

*Longitud relativa del trigónido del molar carnívoro (Ltrigmc/Lmc)*

Esta variable permite separar relativamente bien las cuatro categorías de carnívoros. Los hipercarnívoros comedores de carne muestran los valores más altos de la mediana (Fig. 11.11) seguidos por los quebrantahuesos, los mesocarnívoros y los omnívoros en cuarto lugar. La diferencia entre los dos tipos de hipercarnívoros está dada fundamentalmente por los valores de las medianas y por los valores máximos de los quebranta huesos. Aunque los comedores de carne muestran un rango amplio de valores Ltrigmc/Lmc, la mediana de los mismos se ubica por encima de los 0.9, un valor que no llegan a superar los quebrantahuesos con sus valores máximos. Con respecto a los mesocarnívoros, los mismos se ubican

en su mayoría por debajo de los 0.8, teniendo la mediana casi equivalente a 0.7. Los omnívoros se hallan por debajo de este último valor. En función de estos resultados, los valores críticos establecidos para esta variable son:

- $L_{trigmc}/L_{mc} > 0.9$ : hipercarnívoros comedores de carne
- $0.8 < L_{trigmc}/L_{mc} < 0.9$ : hipercarnívoros quebrantahuesos
- $0.7 < L_{trigmc}/L_{mc} < 0.8$ : mesocarnívoros
- $L_{trigmc}/L_{mc} < 0.7$ : omnívoros

Los resultados de esta variable indican que los carnívoros especializados en el consumo de carne tienen sus molares carnívoros con las mayores longitudes relativas del trigónido (paracrístida). Esta relación disminuye a medida que disminuye el porcentaje de carne en la dieta.

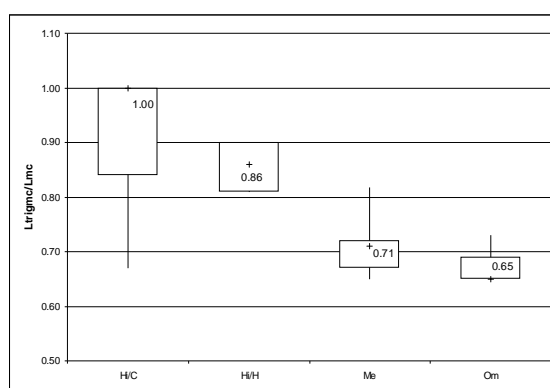


Fig. 11.11 Longitud relativa del trigónido en el molar carnívoro. Nótese que el eje de la variable comienza en 0.5. El número en los rótulos corresponde a la mediana de cada categoría.

En la Tabla 11.12 se sintetizan los valores críticos para cada una de las variables morfométricas en función de las respectivas categorías tróficas. Estos valores serán utilizados para estimar la dieta en las especies de Sparassodonta consideradas en este trabajo.

Índice	Hi/H	Hi/C	Me	Om
RGA	< 0.5	< 0.5	0.5 - 0.8	> 0.8
RPS	> 2.6	< 2.6	< 2.6	< 2.6
PS	> 0.58	< 0.58	< 0.58	< 0.58
Lp/Lmc	> 0.7	> 0.7	< 0.7	< 0.7
Ltrig/Lmc	0.8 - 0.9	> 0.9	0.7 - 0.8	< 0.7

Tabla 11.12 Síntesis de los valores críticos para cada índice morfométrico aplicables a especies carnívoras.

## ANÁLISIS DEL MACRODESGASTE

### Comparación de medias entre las series superior e inferior

La comparación se llevó a cabo en *D. albiventris* y *L. crassicaudata*, obteniéndose diferencias no significativas en las medias de los índices de desgaste para la serie superior y la inferior. En ambos

casos, el valor del estadístico  $t$  fue menor que el valor de tablas para un nivel de significación de 5% ( $\alpha = 0.05$ ).

<i>Didelphis albiventris</i>	B/L S	B/L I	F1/F2 S	F1/F2 I
Media	4.61	4.49	2.88	2.94
Varianza	1.30	1.38	0.25	0.18
Observaciones	13.00	13.00	13.00	13.00
Diferencia hipotética de las medias	0.00		0.00	
Grados de libertad	12.00		12.00	
Estadístico t	<b>1.68</b>		<b>-0.43</b>	
p	<b>0.06</b>	Ns	<b>0.34</b>	Ns
Valor crítico de t	<b>1.79</b>	Ns	<b>1.79</b>	Ns

<i>Lutreolina crassicaudata</i>	B/L S	B/L I	F1/F2 S	F1/F2 I
Media	9.16	9.09	10.88	10.84
Varianza	4.49	1.67	15.29	12.33
Observaciones	11.00	11.00	11.00	11.00
Diferencia hipotética de las medias	0.00		0.00	
Grados de libertad	10.00		10.00	
Estadístico t	<b>0.23</b>		<b>0.08</b>	
p	<b>0.41</b>	Ns	<b>0.47</b>	Ns
Valor crítico de t	<b>1.81</b>	Ns	<b>1.81</b>	Ns

Tabla 11.13. Prueba  $t$  de student para las variables de desgaste de la serie superior e inferior de dos especies de metaterios vivientes.

Estos resultados sugieren que las variables de desgaste medidas en la serie superior e inferior no difieren notablemente en los valores medios específicos y, por lo tanto, pueden utilizarse indistintamente.

### Índice Bucal/Lingual

La evolución de las medianas para este índice muestra una disminución progresiva de los valores desde los consumidores de materia animal hasta los consumidores de materia vegetal. En un extremo de la distribución se hallan los faunívoros, con valores de la mediana superiores a 4 y con valores mínimos que superan los 3 puntos (Fig. 11.12 Tabla 11.14). En el otro extremo se encuentran los folívoros, con valores de la mediana de alrededor de 2 puntos y con valores mínimos inferiores a 1.

B/L (n=25)	I	F	IF	Fau	Fol	G	O
MEDIANA	3,66	2,54	3,44	4,54	2,21	3,02	4,51
PERCENTIL25	2,15	1,71	2,70	3,48	1,29	2,90	0,00
MAXIMO	7,44	5,21	3,59	8,75	3,74	3,25	0,00
MINIMO	0,92	0,92	1,96	3,13	0,87	2,79	0,00
PERCENTIL75	5,21	3,63	3,52	6,31	2,64	3,13	0,00

Tabla 11.14. Estadística descriptiva para el índice B/L.

Los elevados valores del índice en los faunívoros reflejan un mayor uso de la fase de corte bucal con respecto a la lingual. Las especies clasificadas aquí como faunívoros son taxones generalizados en los que aun la función de corte y molienda están presentes en la dentición molar. Sin embargo, en los carnívoros especializados en los cuales el talónido se reduce y/o desaparece, la función de corte se torna completamente bucal por un alargamiento de las crestas bucales a expensas de las linguales. En tal sentido, es esperable que en los carnívoros especializados el índice B/L alcance valores muy elevados y tienda a infinito conforme desaparecen las crestas linguales. Los bajos valores del índice en los consumidores de materia vegetal reflejan el incremento de la fase I lingual asociado a la extensión de las crestas linguales a expensas de las bucales. La amplitud de los rangos en las diversas categorías tróficas refleja la variabilidad en las propiedades mecánicas de los diversos ítems dentro de cada categoría.

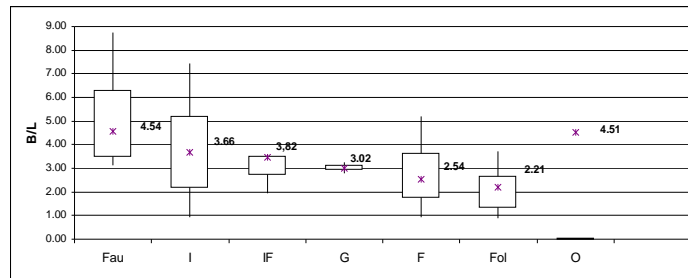


Figura 11.12. Índice B/L por categoría trófica.

Los valores de la mediana del índice B/L permiten establecer criterios de decisión para la inferencia de dieta en las especies extintas:

- Valores > 4: faunívoros
- Valores > 3: insectívoros (blandos)
- Valores < 3: frugívoros, folívoros e insectívoros (duros)

#### Índice F1/F2

La evolución de las medianas para este índice muestra una disminución progresiva de los valores desde los consumidores de materia animal hasta los consumidores de materia vegetal (Tabla 11.15; Fig 11.13). Los faunívoros alcanzan los valores más elevados del índice debido al mayor desarrollo de las facetas de corte con respecto a las de molienda. En los carnívoros especializados, en los cuales han desaparecido el talónido y la cuenca del trígono, este índice toma valores infinitos. Los folívoros y los frugívoros se encuentran en el extremo de los valores bajos del índice. Esto se debe al incremento en la superficie de las facetas de molienda con respecto a las de corte.

F1/F2 (n=25)	I	F	IF	Fau	Fol	G	O
MEDIANA	1,20	1,08	1,67	5,39	0,90	1,66	2,90
PERCENTIL25	1,03	0,91	1,58	2,81	0,76	1,49	0,00
MAXIMO	6,58	1,42	2,89	11,32	1,36	1,98	0,00
MINIMO	0,53	0,53	1,50	2,24	0,65	1,33	0,00
PERCENTIL75	2,63	1,21	2,28	8,66	1,14	1,82	0,00

Tabla 11.15. Estadística descriptiva para el índice F1/F2.

Un rasgo notable que se observa en la Figura 11.13 es el valor notablemente bajo de la mediana de los insectívoros. En la mayoría de las variables analizadas los insectívoros se encuentran muy próximos a los faunívoros y esto es esperable dado que ambos son consumidores de materia animal. Sin embargo, las propiedades mecánicas de los exoesqueletos de los insectos varían de acuerdo a la dureza de los mismos. Aquellos insectos con exoesqueletos duros requieren en mayor medida fuerzas de compresión que de corte para ser efectivamente fraccionados. Por el contrario, aquellos con exoesqueletos blandos requieren de fuerzas de corte y esto se evidencia en el uso relativo de las dos fases de la etapa rítmica. En tal sentido, los insectívoros que predan sobre insectos de dureza baja deberán exhibir valores altos del índice F1/F2 mientras que aquellos que predan mayoritariamente sobre insectos duros deberán exhibir valores bajos del mismo índice. Es esperable entonces que los insectívoros que consumen predominantemente insectos de dureza intermedia que exhiban valores intermedios del índice.

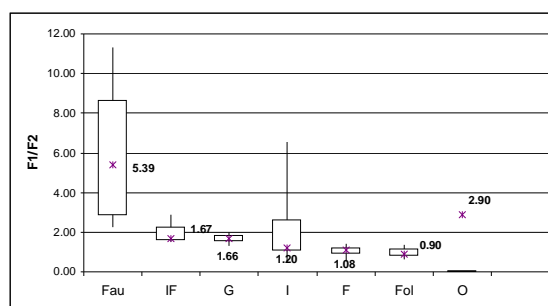


Figura 11.13. Índice B/L por categoría trófica

Los valores de la mediana para cada categoría permiten establecer criterios complementarios para inferir la dieta de las especies fósiles.

- Valores  $> 4$ : faunívoros
- Valores  $\leq 2$ : granívoros
- Valores  $\leq 1$ : frugívoros y folívoros

Los insectívoros tendrán valores más cercanos a los carnívoros cuando consuman insectos blandos y más cercanos a los frugívoros y folívoros cuando consuman insectos duros.

A modo de síntesis, en la siguiente tabla se resumen los criterios de decisión (excluyendo a los carnívoros especializados) establecidos en función del análisis de las variables precedentes, tanto de desgaste como morfométricas. Dado que el tamaño de la muestra utilizado es pequeño aquí se utilizaron estos criterios de manera conjunta al momento de establecer los hábitos tróficos de las especies extintas.

CATEGORÍA TRÓFICA	B/L	F1/F2	REL TRI/TAL	ATRI/ ATAL	LTAL/ LTRI	LC/LT	PWA
FAUNÍVOROS	$> 4$	$> 4$	$> 0.2$	$< 0.5$	$< 0.5$	$> 1$	$> 70^\circ$
INSECTÍVOROS	$\geq 3$ (b) $< 3$ (d)	var	$> 0.2$	$< 1$	$< 1$	$> 1.5$ (b) $< 1$ (d)	$> 70^\circ$ (b) $< 70^\circ$ (d)
INSECTÍVORO/FRUGÍVOROS	$\geq 3$ (b) $< 3$ (d)	var	VARIABLE	$\approx 1$	$\approx 1$	$> 1.5$ (b) $< 1$ (d)	$> 70^\circ$ (b) $< 70^\circ$ (d)
FRUGÍVOROS	$< 3$	$\leq 1$	$< 0.2$	$> 1$	$> 1$	$\leq 1$	$< 40^\circ$
FOLÍVOROS	$< 3$	$\leq 1$	$< 0.2$	$\approx 1$	$\approx 1$	$\geq 1.5$	$< 40^\circ$
GRANÍVOROS	$< 3$	$\leq 2$	$< 0.2$	$> 1$	$> 1$	$\geq 1.5$	$40^\circ - 70^\circ$
OMNÍVOROS	Var	var	$> 0.2$	var	var	1- 1.5	$40^\circ - 70^\circ$

Tabla 11.6. Síntesis de los valores críticos para los índices de desgaste y morfométricos en especies no-carnívoras. Referencias: b. insectos blandos; d. insectos duros.

## MASA CORPORAL

*Estimaciones*

Sobre la base de datos de Gordon (2003), quien incluye un conjunto de 21 especies de marsupiales generalizados de las familias Didelphidae y Dasyuridae, se calcularon las regresiones lineales por mínimos cuadrados (Sokal y Rohlf, 1995) de la masa corporal en función de los largos y áreas de los molares superiores e inferiores. Los datos de masa corporal en gramos y las medidas lineales y superficiales fueron transformados a escala de logaritmo natural y sobre los datos transformados se calcularon los parámetros de cada regresión. Los parámetros utilizados para medir la bondad del ajuste (%PE y %SEE) fueron usados para clasificar las ecuaciones en orden decreciente de potencia predictiva (Tabla 11.7). Finalmente se aplicó un factor de corrección (Es) a los datos retransformados de masa corporal y, en función del poder predictivo de cada ecuación, se eligió la mejor estimación para cada una de las especies extintas que se mencionan en el Capítulo 12.

Los taxones con dientes plagiaulacoideos fueron analizados con la ecuación de Zimicz (2004) cuyos parámetros estadísticos figuran en la Tabla 11.7. Las medidas molares de las especies extintas figuran en la Tabla 2 del Anexo en tanto que los resultados de las distintas estimaciones figuran en la Tabla 3 del mismo.

DIENTE	MEDIDA	Min	Max	95.0% LCI	95.0% LCS	DE	V	CV	a	b	r	R2	%PE	%SEE	Es
BASE DE DATOS Gordon (2003)															
M2	L	0.75	4.86	1.712	2.704	1.09	1.187	0.494	1.89	3.14	0.97	0.95	7.03	38.04	1.16
m3	L	0.2	4.38	1.115	2.153	1.14	1.3	0.698	1.76	3.17	0.97	0.95	12.82	39.14	1.11
m2	A	0.29	2.43	0.81	1.335	0.577	0.333	0.538	2.52	1.65	0.97	0.95	20.96	37.44	1.76
M1	L	0.73	4.7	1.571	2.539	1.064	1.131	0.518	1.85	3.31	0.98	0.96	35.57	34.92	1.09
M2	A	0.13	2.47	0.737	1.292	0.61	0.372	0.601	1.47	1.67	0.98	0.96	36.79	42.57	1.15
M1	A	0.22	2.45	0.773	1.304	0.582	0.339	0.561	1.61	1.72	0.98	0.96	37.44	37.64	1.55
m2	L	0.14	4.24	1.092	2.104	1.112	1.236	0.696	1.65	3.32	0.98	0.95	39.72	37.34	1.20
m1	A	0.31	2.31	0.8	1.303	0.553	0.305	0.525	2.98	1.59	0.97	0.94	39.96	32.60	1.12
M3	A	-0.3	1.49	0.312	0.801	0.537	0.289	0.965	1.60	1.61	0.92	0.84	45.01	44.92	1.13
M3	L	0.66	4.79	1.69	2.717	1.128	1.273	0.512	2.10	3.01	0.96	0.93	56.81	36.82	1.11
m3	A	0.22	2.43	0.744	1.298	0.609	0.37	0.596	2.54	1.60	0.97	0.93	58.38	43.10	1.12
m1	L	-0.3	4.09	0.839	1.892	1.156	1.337	0.847	2.01	3.28	0.98	0.96	60.16	31.78	1.10
M4	L	-0.06	3.44	1.09	2.029	1.031	1.063	0.661	3.30	3.34	0.93	0.87	69.95	54.17	1.15
M4	A	0.17	2.2	0.701	1.212	0.561	0.314	0.586	2.43	1.74	0.97	0.95	74.55	52.01	1.20
m4	L	-0.01	4.33	0.932	2.028	1.205	1.451	0.814	2.10	2.98	0.96	0.93	105.15	45.06	1.13
m4	A	2.48	9.1	4.3	6	1.867	3.487	0.363	2.93	1.50	0.98	0.96	165.54	47.93	1.19
BASE DE DATOS PLAGIAULACOIDEOS Zimicz (2004)															
m2	A	0.74	13.42	1.36	1.87	0.96	0.93	0.67	2.85	1.61	0.98	0.96	41.52	31.5	1.04

Tabla 11.7. Parámetros estadísticos asociados a las distintas estimaciones de masa corporal.

*Masa corporal vs Categoría trófica*

La Figura 11.14 muestra los rangos de tamaños ocupados por cada una de las categorías tróficas observadas en mamíferos vivos. Las barras de error marcan los valores máximos y mínimos, mientras que la caja está constituida por la mediana (+) y delimitada por los primeros y terceros cuartiles. Los datos de masa corporal y dieta fueron tomados de McNab (2008) y equivalen a un conjunto de 683 especies de mamíferos vivos.

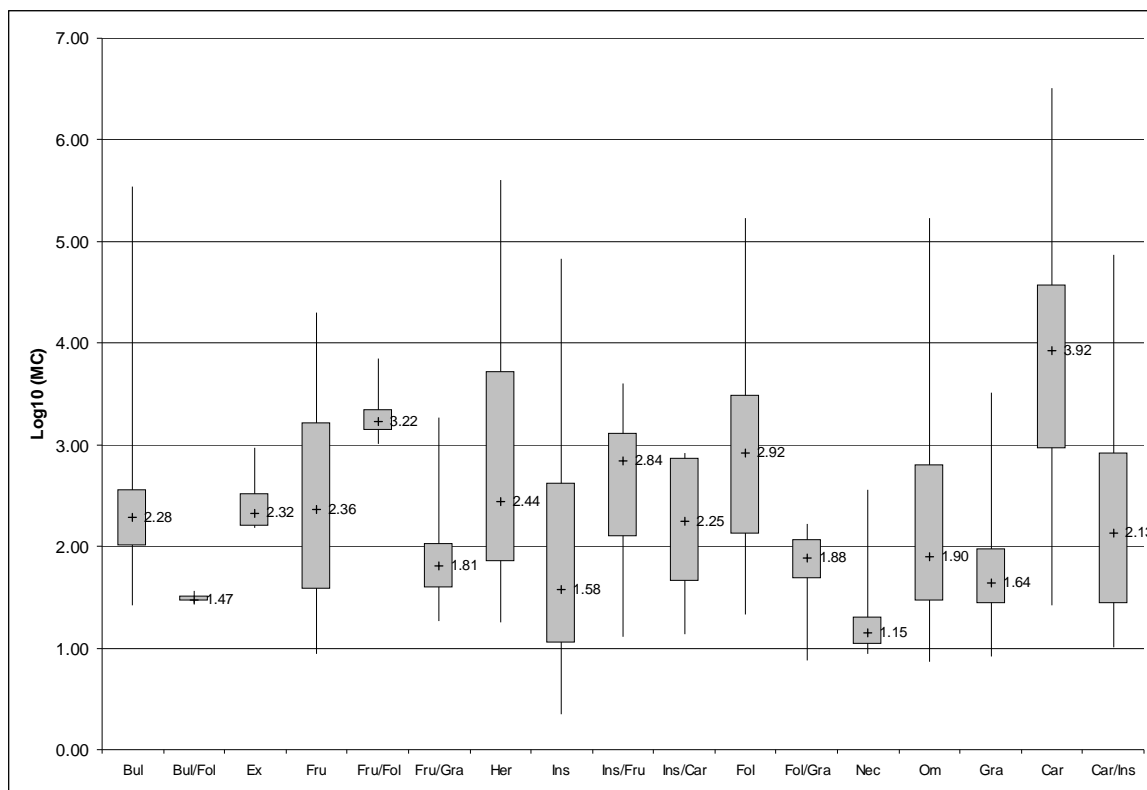


Figura 11.14. Rangos de masa corporal en función de la dieta en mamíferos vivos. Los datos utilizados para construir el gráfico fueron tomados de McNab (2008) y representan un conjunto de 683 especies de mamíferos vivos. Bul., Bulbos y raíces; Fol., Hojas; Ex., exudados; Fru., Frutas; Gra., semillas; Her., gramíneas; Ins., insectos y otros invertebrados; Car., vertebrados, Om., omnívoros; Nec., néctar.

Como puede apreciarse, la mayoría de las estrategias alimentarias se ubica por debajo de la unidad 3 del logaritmo decimal (1000 g). Esto se evidencia en la amplitud de las cajas, las que encierran el 75 % de la distribución de masas corporales para cada dieta (Fig. 11.14). Aunque las barras de error en cada caso amplifican notablemente las masas corporales involucradas en cada categoría dietaria, aquí se consideran como límites de la distribución el primer y tercer cuartil. De esta manera se evita considerar a las especies atípicas (“outliers”) que deben poseer mecanismos exclusivos, ya sea fisiológicos o de comportamiento, para existir en tamaños alejados de su media grupal. En tal sentido, en este trabajo se utilizarán los valores de mediana y cuartiles para establecer los límites de masa corporal para cada categoría trófica, los que luego serán utilizados como control “metabólico” de las dietas propuestas en función de la morfología y el desgaste. En la Tabla 11.8 se resumen las estadísticas descriptivas asociadas al diagrama de caja anterior.

ESTADÍSTICAS	Bul	Bul/Fol	Ex	Fru	Fru/Fol	Fru/Gra	Her	Ins	Ins/Fru
MEDIANA	190.5	29.51	208.9	229.08	1659.6	64.56	275.42	38.01	691.83
PERCENTIL (25%)	100	28.84	158.48	37.15	1380.38	38.01	70.79	10.96	100
MAXIMO	346736.8	36.3	954.9	20417.3	6918.3	1862.08	407380.2	67608.3	3981.07
MINIMO	26.3	27.54	151.35	8.7	1023.29	18.19	17.78	2.18	12.88
PERCENTIL (75%)	354.8	33.11	331.13	1621.8	2187.7	107.15	5248.07	416.86	1288.24
ESTADÍSTICAS	Ins/Car	Fol	Fol/Gra	Nec	Om	Gra	Car	Car/Ins	Ins/Car
MEDIANA	177.82	831.76	75.85	14.12	79.43	43.65	8317.63	134.89	177.82
PERCENTIL (25%)	44.66	131.82	44.66	10.71	28.84	27.54	912.01	26.91	44.66
MAXIMO	831.76	169824.3	165.95	363.07	169824.36	3311.31	3235936.5	72443.6	831.76
MINIMO	13.48	21.37	7.58	8.7	7.41	8.31	26.3	10.23	13.48
PERCENTIL (75%)	724.43	3019.95	117.48	19.95	630.95	93.3	37153.52	831.76	724.43

*Tabla 11.8. Estadística asociada al diagrama de cajas de la Fig. 11.14.*



## CAPÍTULO 12- ECOMORFOLOGÍA DE LOS METATHERIA PALEÓGENOS DE AMÉRICA DEL SUR

### “AMERIDELPHIA”

La disposición de las facetas de desgaste en este agrupamiento no natural de diversos linajes relativamente plesiomorfos es aquella del patrón tribosfénico generalizado; por lo tanto, se asume que los movimientos oclusales son coincidentes con aquellos descritos por otros autores para *Didelphis* (véase el Capítulo 10). Al inicio de la masticación, y para que dar lugar a la etapa de punción y compresión del alimento, la mandíbula se desplaza desde su apertura máxima hacia arriba en sentido labial. En esta etapa se generan las facetas de desgaste apical que alcanzan desarrollo variable en las distintas especies. Esto permite inferir una variabilidad en la fuerza de compresión aplicada que tiene relación con las propiedades mecánicas de los alimentos procesados.

### CAROLOAMEGHINIIDAE

#### *Procaroloameghinia* Marshall 1982 (Itaboraiense-Riochiquense)

Este género se caracteriza por presentar molares superiores bunodontes con las crestas desarrolladas moderadamente. La relación entre la longitud relativa de las crestas es moderada, siendo más alta en *P. sp. nov* (Tabla 12.1). La postmetacrista es en los representantes de este género más extensa que la preparacrista, como lo demuestra el índice LPM/LPP (Tabla 12.1) y la centrocrista es recta. La existencia de una StC bien desarrollada es el rasgo más notable de los molares superiores de *Procaroloameghinia*. Los molares inferiores se caracterizan por presentar los talónidos con áreas y longitudes equivalentes a los trigónidos. Esto se evidencia en los valores cercanos a 1 de los índices de compresión del talónido (Tabla 12.1). No hay crenulaciones en esmalte de la cuenca del talónido. El relieve entre el trigónido y el talónido es bajo y la inclinación de la pared distal del trigónido es baja (Tabla 12.1).

El análisis del macrodesgaste indica un alto porcentaje de facetas correspondientes a la Fase II. A nivel genérico, el promedio de uso de la fase II es de 41%. En ambas especies las facetas bucales alcanzan más desarrollo que las linguales; esto se ve expresado en el índice B/L, que en promedio es de 2.23 para el género. Con respecto al desgaste apical, este es mayor en *P. sp. nov* que en *P. pricei* lo cual indica una mayor fuerza compresiva durante los estadios de pinchado y rotura del alimento. Los valores de RTRI/TAL son inferiores a 0.2, los de PWA son iguales a 40, los de ATAL/ATRI y LTAL/LTRI son equivalentes a 1, los LC/LT son superiores a 1.5. Los valores de los índices de desgaste son inferiores a 3 (B/L) y superiores a 1 (F1/F2).

En función de los valores críticos para cada uno de los índices (Tabla 11.6) se estima una dieta de tipo frugívoro/insectívora para las especies de este género. Teniendo en cuenta la morfología general de los molares (braquiodontes, bunodontes, cuencas amplias y poco profundas, ausencia de muescas), el tamaño corporal estimado y los valores característicos de los frugívoros de los índices B/L, RTRI/TAL

y PWA, es probable que las frutas blandas y jugosas hayan sido el componente preferencial de la dieta en las especies de *Procaroloameghinia*. La naturaleza poco angulosa de las crestas y la morfología redondeada de las cúspides sugieren que los insectos duros deben haber sido la presa preferencial de las especies de este género; el grado de desgaste apical (Tabla 12.1) es consistente con esta hipótesis. Este último parámetro está relacionado con la resistencia inicial a la fractura que ofrecen los exoesqueletos de algunos tipos de insectos. Desde el punto de vista funcional, las mejores herramientas para vencer las elevadas resistencias iniciales son las crestas poco angulosas, las cúspides romas y robustas y las cuencas mesiodistalmente amplias y poco profundas. Todos estos caracteres están presentes en los molares de *Procaroloameghinia*. Esto sumado a la ausencia de muescas y a los valores bajos de relieve en los molares inferiores permite inferir que los insectos duros fueron un ítem complementario de una dieta principalmente frugívora. La masa corporal estimada cae dentro de los rangos de los frugívoros estrictos y de los frugívoro/insectívoros (Fig. 11.14).

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/ATF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI /TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	
<i>P. pricei</i>	RIO	0.33	68.42	31.58	38.71	61.29	2.16	1.58	0.04	0.93	0.98		1.78	1.17	40	150.27
<i>P. sp nov.</i>	ITA	0.51	69.70	30.30	44.07	55.93	2.30	1.27	na	na	na	2.18	2.02	na	na	103.16

Tabla 12.1. Variables de desgaste e índices morfométricos para las especies de *Procaroloameghinia*.

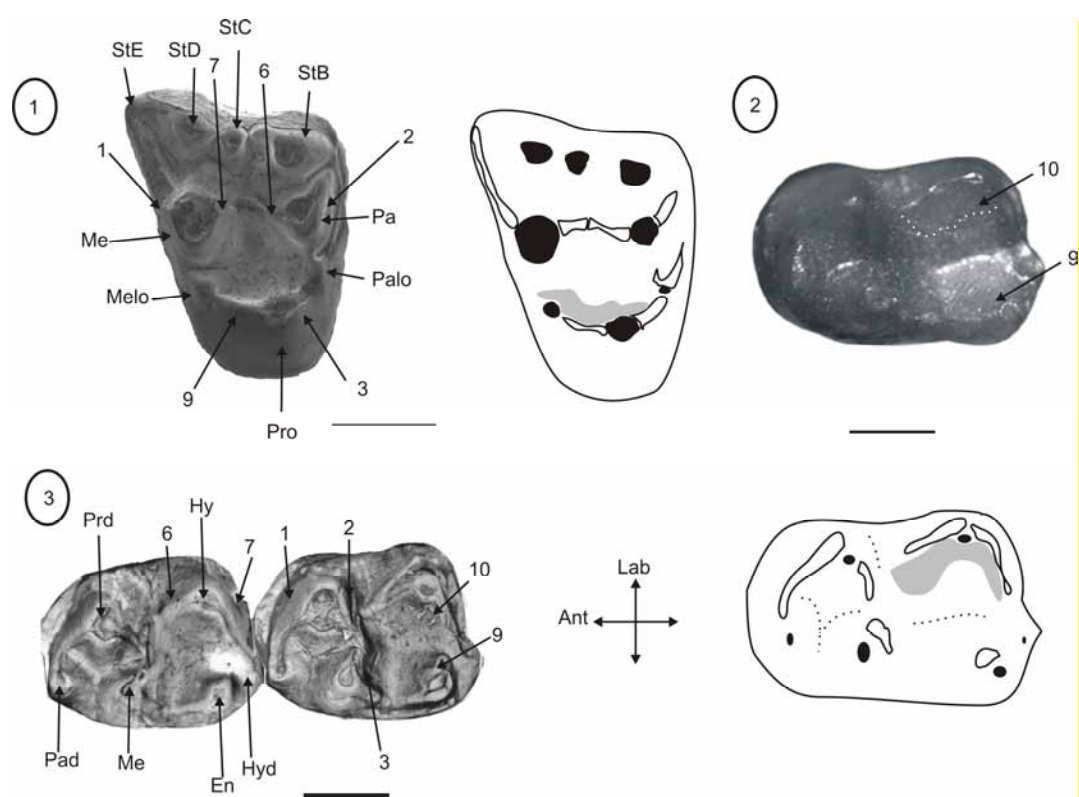


Figura 12.1. *Procaroloameghinia*. 1. *Procaroloameghinia sp. nov.*, vista oclusal de un M2? derecho y su esquema de desgaste (MLP 90-II-5-138) y 2. vista oclusal de un mx izquierdo aislado y su esquema de desgaste (LIEB PV 1053). 3. *P. pricei* vista oclusal de los m2-3 del holotipo (DGM 805). Escala: 1mm.

***Caroloameghiniidae, gen. et sp. nov. 1*** (fauna de Paso del Sapo)

La descripción formal de este taxón aún no ha sido realizada. Está representado por un molar superior aislado al cual le falta el protocono y se encuentra muy gastado. Las crestas están reducidas, las cúspides son bunoides y el diente es braquiodonte. La centrocrista es recta, la preparacrista es corta, el paracono y la StB están muy próximos y la postmetacrista es perpendicular al eje dentario y más larga que la preparacrista ( $LPM/LPP = 1.72$ ). La StC está ausente. La cuenca del trigono parece ser amplia aunque sólo se conserva su porción más labial. La masa corporal estimada para *Caroloameghiniidae gen. et sp. nov. 1* es 449.73g.

*Caroloameghiniidae gen. et sp. nov. 1* es, desde el punto de vista morfológico, intermedio entre *Procaroloameghinia* y *Caroloameghinia*. Aunque el desgaste no puede medirse en este espécimen, los rasgos morfológicos son consistentes con una dieta frugívora. La posibilidad de que entre los ítems dietarios se incorporen insectos no se descarta e incluso su masa corporal estimada cae tanto dentro de los rangos de los frugívoros estrictos y como en el de los frugívoro/insectívoros (Fig. 11.14).

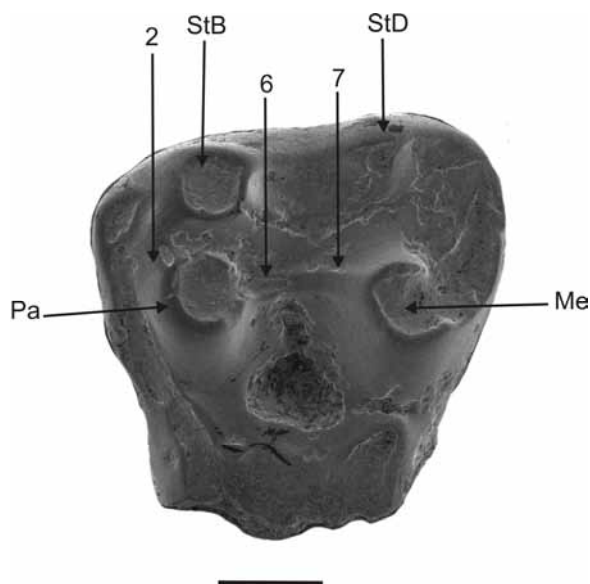


Figura 12.2. *Caroloameghiniidae gen. et sp. nov. 1*. Vista oclusal de un Mx aislado y roto (LIEB PV 1098).

***Caroloameghinia* Ameghino 1901 (Barranquense)**

Los molares de los representantes de este género son completamente bunoides, con las crestas reducidas y con la StC reducida o ausente. La cuenca del trigono es muy amplia y el protocono proporcionalmente enorme. La postmetacrista es más grande que la preparacrista ( $LPM/LPP = 1.92$  en promedio). En los molares inferiores el para- y el metacono están muy juntos entre sí, generando un acortamiento del trigónido; esto se evidencia en los valores mayores a 1 de los índices de compresión del talónido, los que alcanzan valores más elevados en *C. mater* (Tabla 12.2). El relieve entre el trigónido y el talónido es bajo (0.08 en promedio, Tabla 12.2) pero mayor que en *Procaroloameghinia* (0.04). El área del talónido es mayor a la del trigónido ( $A.TAL / A.TRI = 1.33$ ). El ángulo de la pared distal del trigónido varía entre 35° y 40°.

El análisis del macrodesgaste muestra un desarrollo casi equivalente de las fases I y II del ciclo masticatorio. Las facetas correspondientes a la Fase II superan ligeramente a las de la Fase I, resultando en un promedio genérico de 55.5 % contra un 44.5 % respectivamente. Entre las facetas de corte, las bucales son más importantes que las linguales como lo demuestra el promedio genérico del índice B/L de 2.6. El desgaste apical es bajo, con un promedio genérico del índice DA/AF de 0.18.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI /TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	MC (g)
<i>C. mater</i>	BAR	0.14	72.23	27.77	54.65	45.35	2.60	0.83	0.11	1.33	1.24	1.79	1.75	1.45	35	469.31
<i>C. tenuis</i>	BAR	0.23	71.96	28.04	56.51	43.49	2.57	0.77	0.05	1.02	1.1	2.06	1.78	1.14	40	106.01

Tabla 12.2. Variables de desgaste e índices morfométricos para las especies de *Caroloameghinia*.

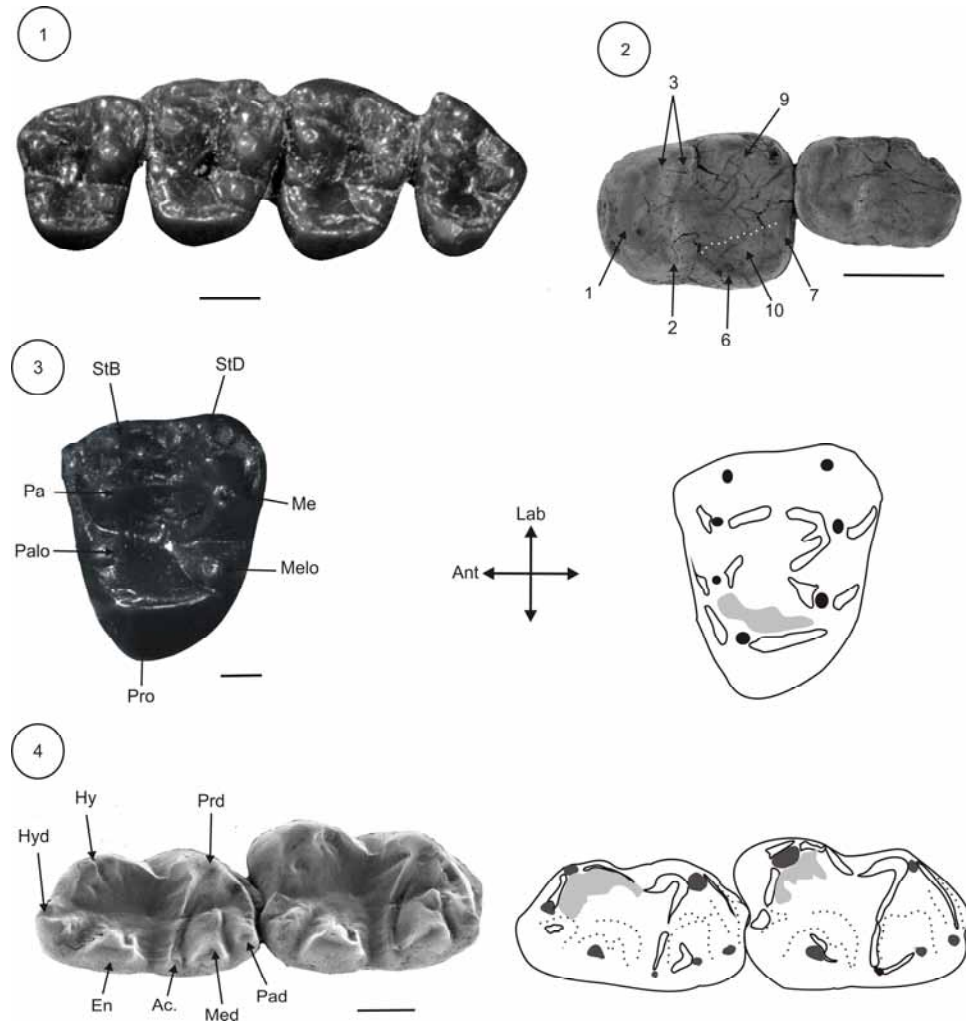


Figura 13.3. Molares superiores e inferiores de las especies de *Caroloameghinia*. 1. *C. tenuis*; vista oclusal de los M1-4 izquierdos (MACN 10345, calco). 2., vista oclusal de los m3-4 derechos (MPEF-PV 4990) con las facetas de desgaste. 3., *C. Mater*; vista oclusal de un Mx izquierdo aislado (AMNH 28441 calco) y su esquema de desgaste. 4., vista oclusal de los m3-4 derechos (MLP 83-III-1-170b) y su esquema de desgaste. Escala: 1 mm.

Todos los índices, tanto de desgaste como morfométricos, son consistentes con hábitos frugívoros (Tabla 11.6). La única excepción es el LC/LT que se encuentra en el rango de los

insectívoros que depredan sobre invertebrados blandos. Del mismo modo, la morfología general de los molares de *Caroloameghinia* sugiere una dieta basada principalmente en frutos turgentes. Las coronas son bajas y las cúspides bunodoides, las crestas están poco desarrolladas, los relieves son bajos al igual que los ángulos de la pared distal de trigónido. Las cuencas son amplias y poco profundas y los talónidos superan arealmente a los trigónidos. El desgaste concuerda con una dieta frugívora dado el dominio de las facetas de molienda por sobre las de corte. Con respecto a la función de corte (Fase I), la actividad bucal es más importante que la lingual y esto es consistente con el procesamiento de materiales con resistencias bajas a la propagación de la fractura que requieren de un estrés de corte mínimo para ser fraccionados, el cual se alcanza en los estadios iniciales de la Fase I (Fase I bucal). La resistencia inicial a la fractura y al pinchado debe haber sido baja también, tal como lo evidencia el desarrollo moderado del desgaste apical. Desde el punto de vista morfológico y funcional no hay diferencias importantes entre las dos especies del género; sin embargo, *C. mater* es 4.3 veces más grande que *C. tenuis*. Esta notable diferencia de tamaño debe haber tenido un correlato en la dieta. Probablemente *C. tenuis* haya incorporado otros ítems tales como insectos duros para satisfacer sus demandas energéticas elevadas. En cualquier caso, las masas corporales estimadas para ambas especies caen dentro del rango de peso tanto para frugívoros estrictos como para los frugívoro/insectívoros (Fig. 11.14).

***Canchadelphys*** Goin, Abello y Chornogubsky 2010 (Tinguiririquense)

Los molares de la única especie hasta ahora reconocida de este género tienen un mayor desarrollo de crestas que otros caroloameguinídeos. La relación entre la longitud total de las crestas y la longitud del diente en los molares superiores es igual a 2.41. Los molares superiores tienen la StD más reducida y desplazada anteriormente hacia el metacono. Un rasgo notable es la unión de la postmetacrista con una cresta que se extiende posteriormente desde la StD. La postmetacrista y la preparacrista alcanzan valores similares y, como resultado, el índice LPM/LPP es igual a 0.98.

El análisis del macrodesgaste molar indica un mayor desarrollo de las facetas de corte de la Fase I, los que alcanzan el 63.16% del total de las facetas de desgaste (Tabla 12.3). La Fase II es igualmente importante, con un 36.84 %. Entre las facetas de corte, las bucales alcanzan mayor extensión (56.25%); sin embargo, en comparación a los restantes géneros de la familia, hay un énfasis más notorio en la función lingual de corte. Esto se evidencia en el valor del índice que alcanza valores equivalentes a la mitad de los observados en los otros géneros ( $B/L = 1.29$ ). El desgaste apical es importante, con un valor de 0.36 para el índice DA/AF.

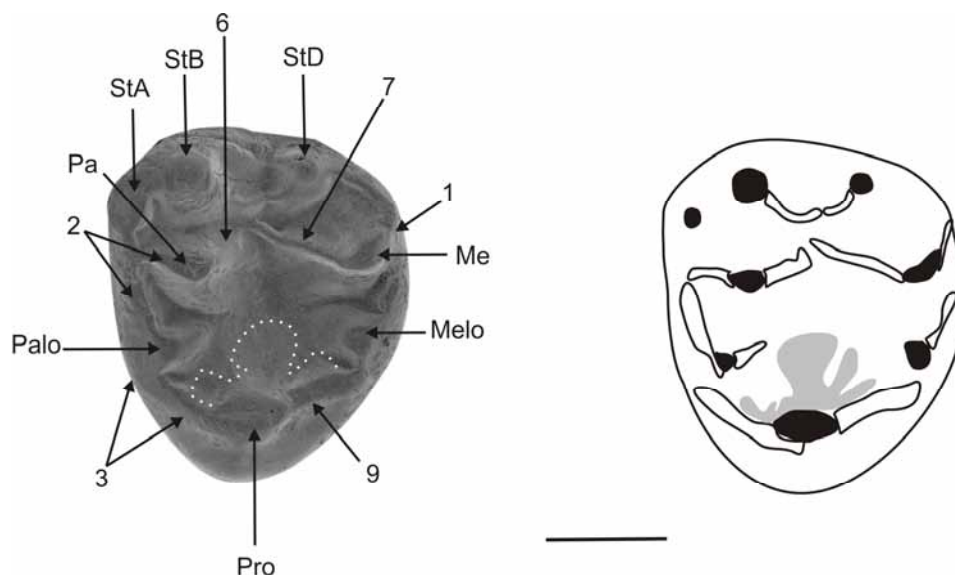


Figura 12.4. *Canchadelphys cristata*. Vista oclusal de un M4 derecho aislado (MPEF-PV 4460, tipo) y su esquema de desgaste. Escala: 1 mm.

Los resultados de los índices de desgaste están dentro de los parámetros de los frugívoros (Tabla 11.6). Los valores de LC/LT superan los valores críticos de los insectívoros predadores de insectos blandos. En función de estos resultados y del aspecto general de los molares, se infiere para *C. cristata* una dieta frugívora e insectívora. La frugivoría está sustentada por la braquidondia y bunodondia de los molares y por el amplio desarrollo de la cuenca del trígono y de las facetas de molienda de la Fase II. La insectivoría está sustentada por el pequeño tamaño corporal y por el notable desarrollo de las crestas en comparación a los otros géneros de la familia y, como consecuencia, por la dominancia de las facetas de corte (Fase I= 63.16%). Una notable diferencia con los restantes géneros de la familia es el gran desarrollo de las facetas linguales (43.75%). Este resultado es interpretado como un equilibrio en la actividad de corte durante los estadios iniciales y finales de la Fase I. Los alimentos que ofrecen elevadas resistencias a la propagación de la fractura pueden requerir un mayor proceso de corte. Esto se observa en materiales viscoelásticos, como ciertos pericarpios de frutas y hojas de gramíneas. En ellos, la resistencia depende la dirección de las fibras y de los procesos mecánicos de agrupamiento de fibras. En este sentido, es probable que *C. cristata* no fuera un consumidor de frutos jugosos sino más bien de frutos carnosos, con epicarpios o mesocarpios resistentes que hayan requerido una mayor actividad de corte para lograr la efectiva fragmentación de la partícula de alimento. La masa corporal estimada para *C. cristata* cae dentro del rango de los frugívoros estrictos y de los frugívoros/insectívoros (Fig. 11.14), por lo cual el tamaño corporal sustenta también la hipótesis dietaria planteada en función del desgaste y la morfología.

		VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							
ESPECIE	SALMA	AD/ATF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI / TAL	ATAL / TRI	LTAL / TRI	LPM / LPP	LC / LT	RGA	PWA	MC (g)
C. cristata	TIN	0.36	56.25	43.75	36.84	63.16	1.29	1.71	na	na	na	0.98	2.41	na	na	107.46

Tabla 12.3. Variables de desgaste e índices morfométricos para *Canchadelphys cristata*.

DERORHYNCHIDAE***Derorhynchus*** Paula Couto 1952 (Itaboraiense-Mustersense)

Las especies de este género tienen, en la dentición inferior, un conjunto de características diagnósticas tales como la presencia de incisivos anteriores procumbentes y lateralmente comprimidos, caninos grandes y relativamente procumbentes; premolares más altos que la serie molar y molares inferiores con el hipocónido saliente. El entocónido es grande y columnar como en todos los representantes de la familia; el hipoconúlido es pequeño y está localizado inmediatamente posterior al entocónido. En el trigónido, la cúspide más alta es el protocónido, seguido por el metacónido y el paracónido que se ubica lingual en el diente. Un rasgo notable es la presencia de una muesca en la preprotocrístida. El cingúlido anterobasal se extiende desde el protocónido anterior hasta el metacónido.

El relieve entre el trigónido y el talónido es alto (Tabla 12.4). Los talónidos están poco comprimidos, a excepción de *Derorhynchus sp. 2* cuyos valores de los índices de compresión del talónido son 0.64 y 0.66 para el área y el largo respectivamente. La pared distal del trigónido está inclinada en ángulos elevados que, en promedio, se hallan en los 82.6° (Tabla 12.4).

Las variables de desgaste indican un predominio de la Fase I que, en promedio, alcanza el 77% de las facetas de desgaste. En algunas especies (i.e *Derorhynchus sp. 1*) este porcentaje llega a valores extremos y es coincidente con los valores más altos de desarrollo relativo de crestas (LC/LT=1.95). Las facetas bucales dominan la actividad de corte en un 73.7% en promedio y el desgaste apical es bajo. Las masas corporales alcanzadas en este género son inferiores a 100 g, con la mediana en 32.7g. La especie más grande es *Derorhynchus sp. 2* de la fauna de Paso del Sapo con 95,77g.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/ATF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI /TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	
<i>D. singularis</i> (n=1)	ITA	0.07	73.68	26.32	29.63	70.37	2.80	2.38	0.39	0.84	0.80	na	1.49	0.97	86	32.77
<i>D. sp nov 1</i> (n=1)	ITA	0.07	73.05	26.95	10.00	90.00	2.71	9.13	0.37	1.10	0.90	na	1.95	1.02	85	45.81
<i>D. minutus</i> (n=1)	SAPO	0.18	82.80	17.20	27.65	72.35	4.81	2.62	0.29	0.97	0.86	3.77	1.40	1.00	78	13.08
<i>cf. D. minutus</i> (n=3)	SAPO	0.16	70.52	29.48	20.48	79.52	1.43	3.91	0.32	0.94	0.74	na	1.41	0.9	80	21.4
<i>D. sp2</i> (n=1)	SAPO	0.23	80.08	19.92	26.39	73.61	4.02	2.79	0.34	0.64	0.66	na	1.39	0.82	84	95.77
<i>promedio</i>		0.24	73.71	26.29	22.83	77.17	3.15	4.17	0.34	0.90	0.79	3.77	1.52	0.94	82.60	32.7*

Tabla 12.4. Variables de desgaste e índices morfométricos para las especies de *Derorhynchus*. (\*) valor de la mediana.

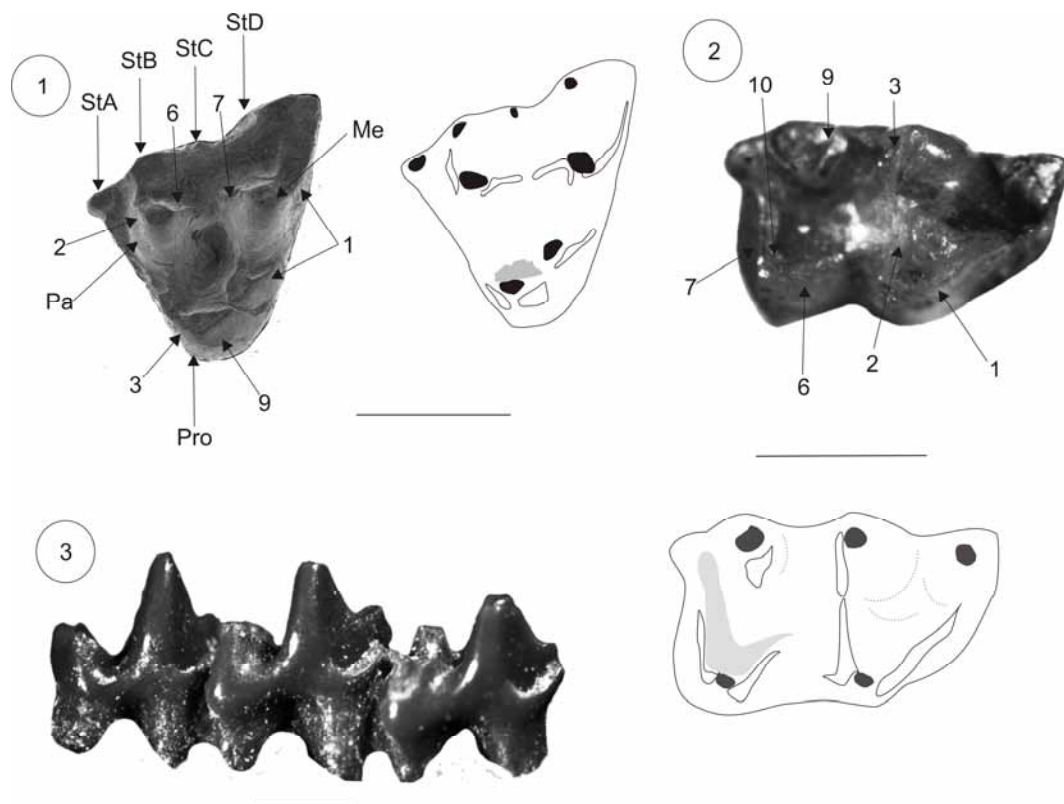


Figura 13.4. *Derorhynchus*. 1. *D. minutus*. Vista oclusal de un Mx aislado (LIEB PV 1140) y su esquema de desgaste. 2. Vista oclusal de un mx aislado (LIEB PV 1102) y su esquema de desgaste (abajo). 3. *D. singularis*. Vista labial de los m2-4 (AMNH 49826, calco). Escala: 1 mm.

Los índices morfométricos son indicativos de insectivoría con pequeñas variaciones entre las distintas especies. Los valores de RTRI/TAL son en todos los casos superiores a 0.2, los de PWA superiores a 70°, los de compresión del talónidos menores o iguales a 1, y los de LC/LT superiores a 1 en todos los casos. Los índices de desgaste muestran valores de F1/F2 altos en algunas especies (superiores a 4) y los de B/L inferiores a 3. Las variaciones en los valores de algunos índices reflejan variaciones en el tipo de insectos consumidos. Así, la especie *Derorhynchus sp. 1* que tiene los valores más altos de LC/LT y F1/F2, debe representar el tipo más especializado en el consumo de insectos de durezas bajas, mientras que aquellas con valores más bajos (*Derorhynchus sp. 2*) deben haber depredado sobre insectos de dureza más elevada, tal vez intermedios en la escala de Freeman (1981), o han incorporado en su dieta frutos de consistencia blanda que no requieren de grandes longitudes de crestas para ser procesados.

En síntesis, la dentición de las especies estudiadas de *Derorhynchus* presentan los rasgos esenciales para procesar invertebrados con durezas bajas a intermedias. Las cúspides son agudas, las crestas angulosas y con muescas profundas, los relieves de los molares inferiores altos y la pared distal del trigónido forma ángulos muy altos con la horizontal (Tabla 12.4). La agudeza de las cúspides proporciona un área de contacto mínimo durante el golpe de poder que se traduce en elevadas fuerzas de corte sobre el exoesqueleto quitinoso de los insectos. Adicionalmente, la inclinación casi recta de la pared distal del trigónido continúa ofreciendo una superficie de mínima de contacto, de modo que el



estrés de corte permanece elevado durante toda la fase I bucal del ciclo masticatorio. El resultado es una actividad de corte incrementada, responsable de la reducción de la presa en partículas de menor tamaño. Tales partículas son comprimidas en la cuenca del talónido, la que funciona como receptor de los fluidos internos de la presa que tienen el valor nutricional. Un rasgo adicional que presentan los Derorhynchidae y que es comúnmente asociado a la insectivoría, es la presencia de incisivos inferiores procumbentes que se utilizan a modo de puntas para inmovilizar a la presa. Los tamaños corporales estimados para las especies de *Derorhynchus* caen dentro del rango de los insectívoros estrictos (Fig. 11.14).

#### *Coona* Simpson 1938 (Itaboraiense)

Este género se caracteriza por presentar los molares con el talónido más ancho que el trigónido y por presentar un relieve relativamente alto entre ambas estructuras. El trigónido no está comprimido y el talónido porta un hipoconúlido pequeño posterior al entocónido. Los índices morfométricos son consistentes con los rasgos antes mencionados y se observan valores elevados de relieve entre trigónido y talónido (Tabla 12.5), talónidos expandidos en relación al trigónido, tanto en longitud como en área, ángulos de inclinación elevados para la pared distal del talónido y postmetacristas más largas que las preparacristas.

El análisis del macrodesgaste indica un predominio de las facetas de corte correspondientes a la Fase I que en promedio rondan el 77% (Tabla 12.5). Las facetas bucales están más desarrolladas que las linguales alcanzando en promedio el 70.68% del total de las facetas de corte y el desgaste apical es notable.

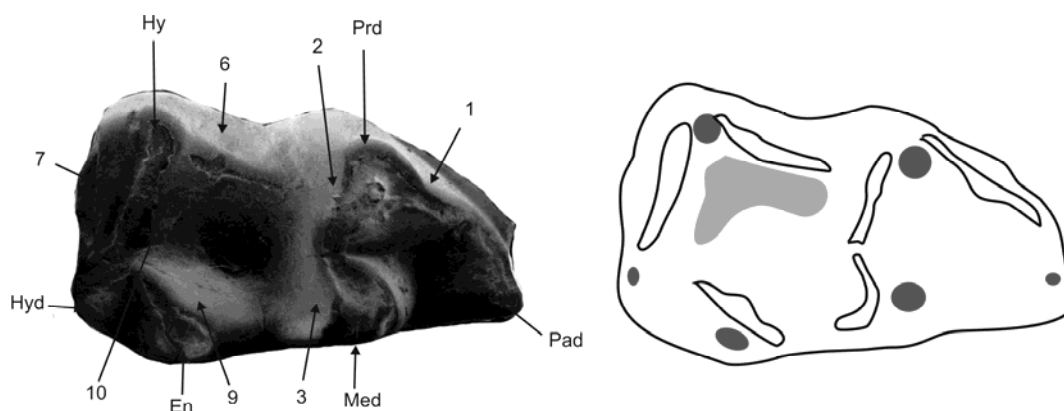


Figura 12.5. *Coona* sp. nov. 1. Vista oclusal de un m2 izquierdo (MLP 90-II-5-246) y su esquema de desgaste. Escala: 1 mm.

Las variables morfométricas son consistentes con una dieta de tipo insectívoro/frugívoro. Los valores de RTRI/TAL son superiores a 0.2 en todas las especies; los valores de ATAL/ATRI y de LTAL/LTRI son superiores a 1, los de PWA son superiores a 70° y los de LC/LT son superiores a 1 y menores a 1.5. Los índices de desgaste se encuentran en valores intermedios entre aquellos de los faunívoros y aquellos de los frugívoros (Tabla 12.6). A excepción de los valores de RTRI/TAL y de PWA, las restantes variables medidas son consistentes con una insectivoría basada en insectos de dureza

intermedia o alta. El desgaste apical elevado sugiere también un consumo de insectos con un grado de dureza elevado. Un rasgo adicional que soporta esta asignación es la expansión de los talónidos, tanto en longitud como en área y la escasa longitud relativa de las crestas. Las estimaciones de masa corporal para las distintas especies caen dentro del rango de los insectívoro/frugívoros (Fig. 11.14) por lo tanto aquí se postula una dieta basada en insectos relativamente duros y frutos blandos y jugosos para las especies del género *Coona*.

ESPECIES	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI /TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	
<i>C. sp. nov 1</i>	ITA	0.39	69.21	30.79	24.3	75.7	2.25	3.1	0.35	1.29	1.57	1.85	1.38	0.93	79	37.72
<i>C. sp. nov 2</i>	ITA	0.27	72.14	27.86	21.3	78.6	2.59	3.6	0.29	1.21	1.34	1.77	1.45	0.86	76	45.95
<i>promedio</i>		0.33	70.68	29.33	22.8	77.15	2.42	3.3	0.32	1.25	1.45	1.81	1.41	0.90	77.50	41.84*

Tabla 12.5. Variables de desgaste e índices morfométricos para el género *Coona*. (\*) valor de la mediana.

### *Derorhynchidae gen. et sp. nov 1* (Itaboraiense)

Los molares superiores de este taxón aún no descrito formalmente tienen la cuenca del trígono amplia, la plataforma estilar estrecha y una centrocrista profunda. La StB es grande, de aspecto redondeado y muy próxima a ésta se encuentra una muy pequeña StC. En los molares inferiores el paracónido está muy reducido y el cingulo anterobasal alcanza un desarrollo moderado. El relieve entre el trigónido y el talónido es relativamente alto; los talónidos se encuentran ligeramente comprimidos en relación al trigónido, tal como lo demuestran los índices de compresión (Tabla 12.6). La pared distal del trigónido tiene una inclinación muy pronunciada y las crestas alcanzan, en general, un buen desarrollo. La postmetacrasta es más extensa que la preparacrasta y la razón entre ambas es la más alta de los géneros de la familia Derorhynchidae (Tabla 12.6).

El análisis del desgaste indica un predominio de la Fase I de corte por sobre la Fase II de molienda (Tabla 12.6). Las facetas bucales están notablemente más desarrolladas que las linguales y el desgaste apical es relativamente escaso.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI /TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	
<i>D. gen nov 1</i>	ITA	0.10	78.24	21.76	22.23	77.77	3.60	3.50	0.33	0.89	0.78	1.97	1.65	0.75	78	43.21

Tabla 12.6. Variables de desgaste e índices morfométricos para *Derorhynchidae gen. et sp. nov 1*.

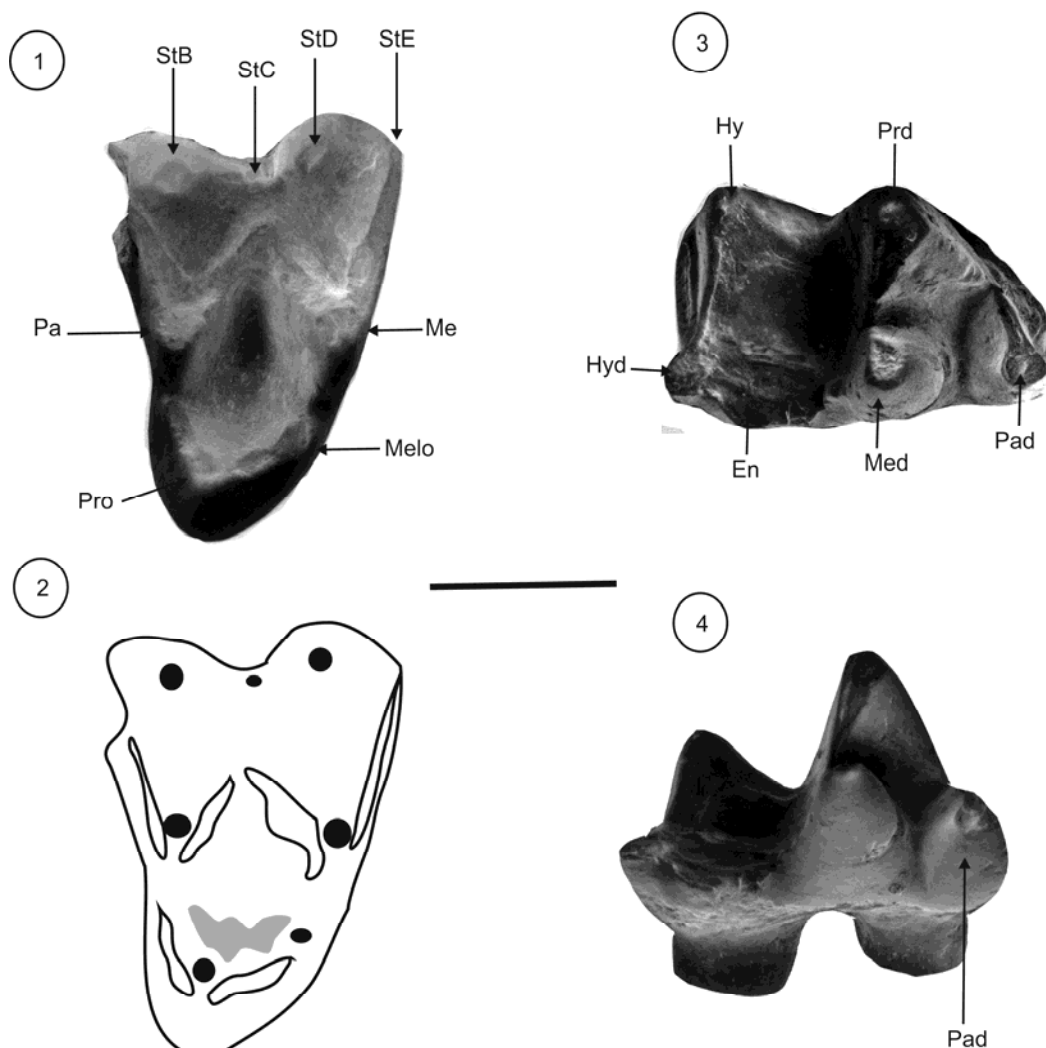


Figura 12.6. *Derorhynchidae* gen. et sp. nov. 1. Vista oclusal de un M1 derecho (MLP 90-II-5-341); 2. Esquema de desgaste del mismo espécimen; 3. Vista oclusal de un m1 derecho (MLP 90-II-5-278) y 4. Vista lingual del mismo specimen.

Al igual que en el caso de *Derorhynchus*, tanto las variables morfométricas como las de macrodesgaste son consistentes con una dieta basada en insectos blandos (tipo 1 o 2). Los valores de  $RTRI/TAL$  superiores a 0.2, los valores de  $ATAL/TRI$  y de  $LTAL/TRI$  inferiores a 1, los valores superiores a 1.5 de  $LC/LT$  y los valores de  $PWA$  superiores a  $70^\circ$  indican un consumo de insectos blandos por parte de *D. gen nov 1*. Las variables de desgaste con valores superiores a 3 tanto para B/L como para F1/F2, así como el desgaste apical bajo, son indicativos del procesamiento de alimentos blandos. Adicionalmente, la elevada longitud relativa de la postmetacrística es también un sustento adicional para esta hipótesis dietaria. La masa corporal estimada para *D. gen nov 1* está en el rango de los insectívoros estrictos (Fig. 11.14).

*Pauladelphys* Goin, Case, Woodburne, Vizcaíno y Reguero 1999 (faunas de La Meseta y de Paso del Sapo en Chubut)

*Pauladelphys juanjoii* (existe una segunda especie, *P. sp. 2*, aun no descripta formalmente) se caracteriza por ser de mayor tamaño que los restantes *Derorhynchidae*. El protocónido es de altura similar al metacónido, el entocónido está comprimido lateralmente y tiene una cresta anterior muy marcada. En los molares superiores, la StB es columnar y más alta que el paracónido, mientras que la StC no está fusionada con la StD. Esta última cúspide estilar está comprimida labialmente y los cónulos están mejor desarrollados que en los restantes miembros de la familia.

El análisis morfométrico indica que los relieves entre los trigónidos y talónidos son elevados en ambas especies del género (0.25 en promedio) aunque más bajos que los restantes géneros de la familia. La inclinación de la pared distal del trigónido también alcanza valores altos (Tabla 12.7). Los talónidos están ligeramente comprimidos en *P. juanjoii* y ligeramente expandidos en *Pauladelphys sp. 2*. (Tabla 12.7). La postmetacrista es más larga que la preparacrista aunque la diferencia entre ambas no es muy pronunciada.

El análisis del macrodesgaste indica un predominio de la Fase I sobre la Fase II, con valores promedio (76.05%) similares a los otros géneros de la familia. Sin embargo los porcentajes de uso de las facetas linguales son más elevados que en los restantes géneros (48.5% en promedio, Tabla 12.7). El desgaste apical es importante pero no se diferencia notablemente del resto de los géneros.

Los valores de los índices morfométricos son consistentes con la insectivoría estricta en *P. juanjoii* y con la insectivoría/frugivoría en *Pauladelphys sp. 2*. Los valores de RTRI/TAL superan los 0.2 y los de PWA superan los 70° en ambas especies, dos rasgos característicos de los insectívoros (Tabla 11.6). Los valores de ATAL/TRI y de LTAL/TRI son inferiores a 1 en *P. juanjoii* y superiores en *Pauladelphys sp. 2*, mientras que los valores de LC/LT están entre 1 y 1.5 para ambas especies. Estas variables reflejan una dieta diferencial que está además sustentada por la mayor masa corporal estimada para *Pauladelphys sp. nov.* (Tabla 12.7). Los valores del índice de F1/F2 son consistentes con la insectivoría (Tabla 11.6). Un rasgo particular que muestran las especies de *Pauladelphys* es el elevado porcentaje de facetas linguales, lo que resulta en valores bajos del índice B/L. Esto indica un equilibrio de la actividad de corte durante ambos estadios de la Fase I. La masticación de insectos blandos requiere superar el umbral de resistencia inicial y luego las fracturas proceden libremente. Este umbral de fuerza se alcanza en los estadios iniciales de la Fase I, en el cual se generan las facetas bucales. Sin embargo, *Pauladelphys* exhibe sus facetas linguales incrementadas y esto debe relacionarse al procesamiento de materiales que requieran una masticación más prolongada. En el caso de la especie insectívoro/frugívoro, las propiedades mecánicas del pericarpio de los frutos puede ser la responsable del incremento en la actividad de corte lingual. En el caso de la especie insectívora, tal incremento puede estar asociado a la dureza del exoesqueleto de la presa.

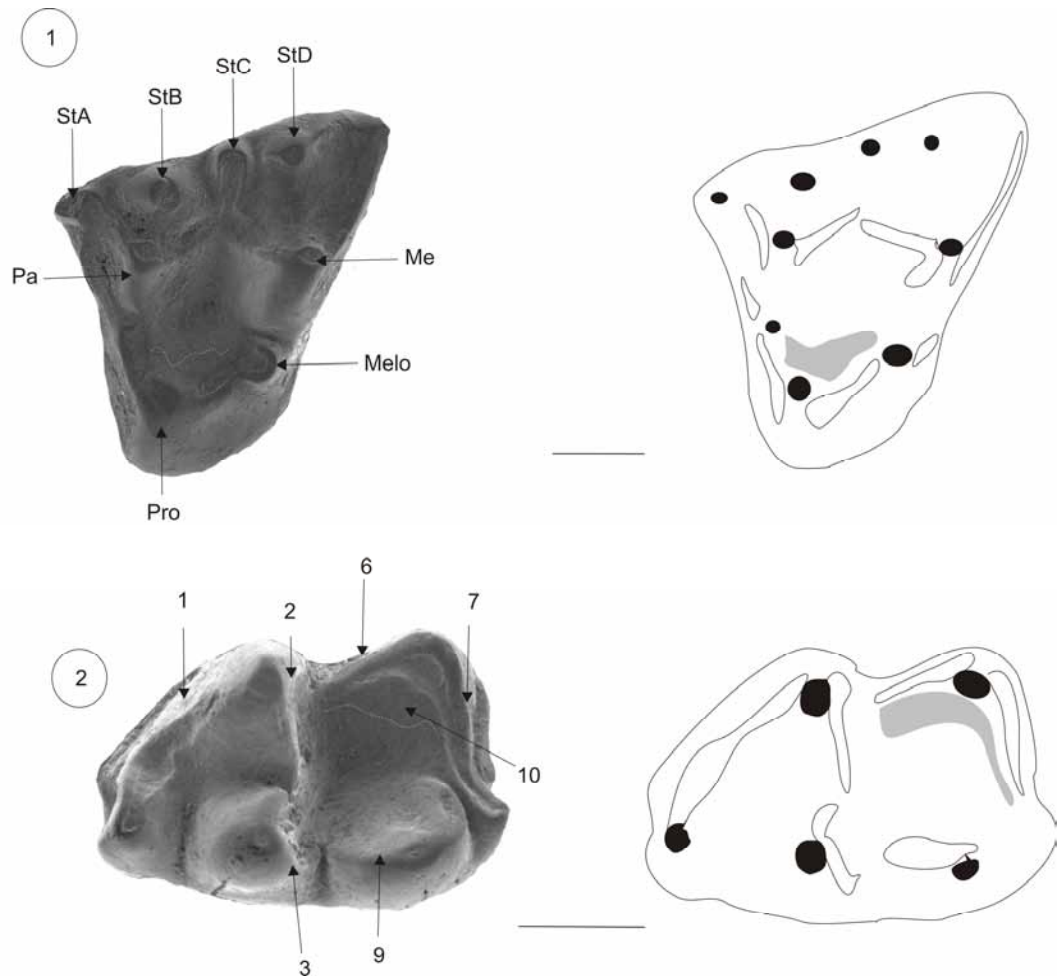


Figura 13.7. *Pauladelphys* sp. 2. 1. Vista oclusal de un Mx aislado (LIEB PV 1106) con su esquema de desgaste. 2. vista oclusal de un m2 derecho (LIEB PV 1123) con su esquema de desgaste. Escala: 1 mm.

Aunque durante la Fase I lingual predomina la actividad de corte, durante los estadios previos al inicio de la Fase II comienza la actividad de molienda. Los insectos más duros requieren de una mayor actividad de molienda que los insectos blandos y por lo tanto, en el caso de la especie insectívora, la mayor proporción de facetas linguales puede estar asociada a un incremento de la molienda durante los estadios finales de la Fase I. Las estimaciones de masa corporal son consistentes con ambas inferencias dietarias (Fig. 11.14).

ESPECIE	SAL MA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/A F	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F 2	R TRI/TAL	A TAL/TR I	L TAL/TR I	LPM/LP P	LC/L T	RG A	PWA	
<i>P. juanjo</i>	SAP O	0.27	50.8 7	49.1 3	23.3 3	76.6 7	1.0 3	3.28	0.23	0.82	0.77	na	1.41	1.00	83	84.31
<i>Pauladelphys</i> sp. 2.	SAP O	0.13	51.9 6	48.0 4	24.5 7	75.4 3	1.0 8	3.07	0.26	1.17	1.03	1.63	1.44	1.23	77	201.04
<i>promedio</i>		0.20	51.4 2	48.5 9	23.9 5	76.0 5	1.0 6	3.18	0.25	1.00	0.90	1.63	1.42	1.12	80.0 0	142.68 *

Tabla 12.7. Variables de desgaste e índices morfométricos para las especies del género *Pauladelphys*. (\*) valor de la mediana.

*Xenostylos* Goin, Case, Woodburne, Vizcaíno y Reguero 1999 (fauna de La Meseta)

Los molares superiores de este género se distinguen de los restantes miembros de la familia en que tienen una StA subigual en altura a las StB y más altas que la StD, la cual se ubica anterior al metacono sobre la plataforma estilar; hay una muesca que divide la postmetacrista; los cónulos están poco desarrollados y fusionados a las bases del para- y del metacono. La postmetacrista es ligeramente más larga que la preparacrista y esto se evidencia en el valor del índice comparativo para este parámetro (Tabla 12.8). Las crestas están bien desarrolladas en relación a la longitud total del diente.

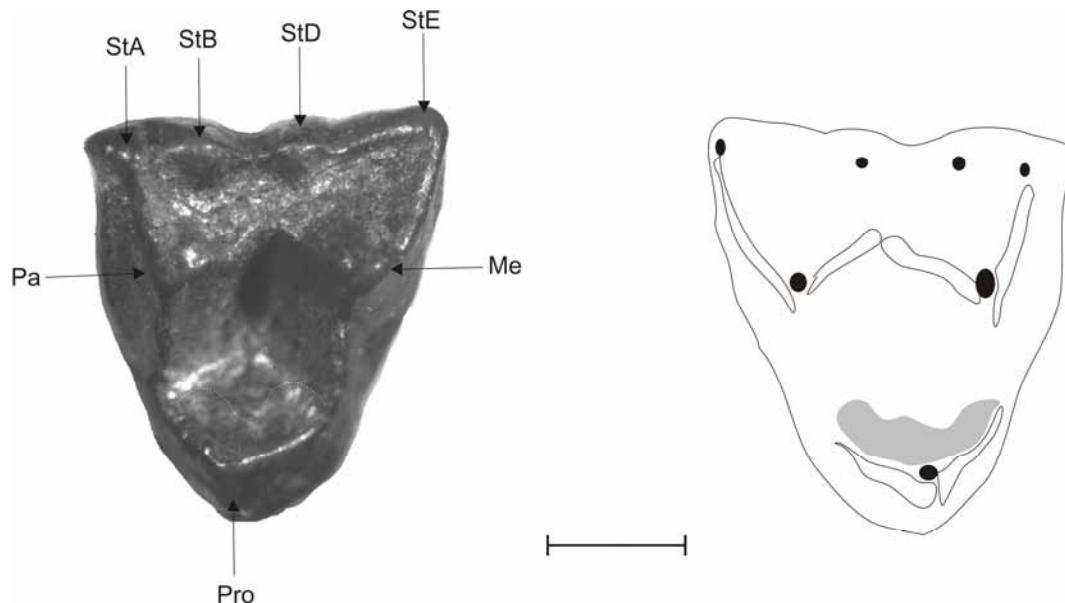


Figura 12.8. *Xenostylos peninsularis*. Vista oclusal de un Mx derecho aislado (MLP 94-III-15-10, tipo) y su esquema de desgaste. Escala: 1 mm.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	R TRI/TAL	A TAL/TRI	L TAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RGA	PWA	
<i>X.peninsularis</i>	SAPO	0.26	67.69	32.31	34.57	65.43	2.09	1.89	na	na	na	1.26	2.02	na	na	177.08

Tabla 12.8. Variables de desgaste e índices morfométricos para *Xenostylos peninsularis*.

El análisis del desgaste molar exhibe un predominio de la Fase I de corte. Sin embargo la Fase II es importante, alcanzando un 32% del total del desgaste del diente. Esto es llamativo, ya que los valores de longitud relativa de crestas son más altos que en los restantes géneros de la familia, por lo que cabría esperar un desarrollo menos importante de las facetas de molienda. Una explicación posible para estos porcentajes elevados de facetas de molienda es que al estar el género *Xenostylos* representado por una sola especie (*X. peninsularis*) y por un único espécimen, los valores elevados de Fase II sean el resultado de la variación individual. Otra explicación alternativa es que efectivamente los elevados porcentajes de Fase II responden a un uso incrementado de la actividad de molienda. Si este último fuera el caso, es probable que el alimento procesado tuviera resistencias elevadas, tanto iniciales como a la propagación de la fractura. Algunos frutos con pericarpio engrosado o algunos insectos duros presentan estas características. El resultado de la estimación de masa corporal es consistente tanto con la insectivoría estricta como con la insectívoro/frugivoría (Fig. 11.14).

HERPETOTHERIIDAE***Rumiodon*** Goin y Candela 2004 (?Mustersense)

La única especie conocida del género, *Rumiodon inti*, exhibe en sus molares un notable desarrollo de las crestas, con un claro énfasis en la postmetacrista (Tabla 12.9); el protocono está comprimido en sentido antero-posterior, los paracónulos son vestigiales y los metacónulos reducidos pero distintivos, la plataforma estilar está reducida y las cúspides estilares están alineadas y comprimidas labio-lingualmente. Los molares inferiores exhiben una preprotocrístida con una fuerte muesca que la divide medialmente, el protocónido es la cúspide más grande y el metacónido es similar al paracónido en altura. El talónido es más corto que el trigónido, con el hipocónido poco saliente y el entocónido grande y columnar. El cingúlido anterobasal es prominente y acompaña toda la extensión de la paracrístida.

Los índices morfométricos muestran relieves altos entre el trigónido y el talónido, asociados a inclinaciones igualmente elevadas de la pared distal del trigónido (Tabla 12.9). Los índices de compresión del talónido exhiben valores bajos indicativos de compresiones tanto longitudinales como superficiales importantes. La longitud relativa de la postmetacrista es notablemente elevada (Tabla 12.9).

El análisis de desgaste muestra porcentajes excepcionalmente altos de la Fase I de corte (91.23%). Las facetas linguales son importantes y esto indica un uso intensivo de las crestas del protocono y el metacónido en la actividad de corte. El desgaste apical es relativamente bajo.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI /TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	
<i>R. inti</i>	MUS	0.18	75.8	24.2	8.77	91.23	3.13	10.40	0.45	0.57	0.57	4.80	1.58	0.64	80	103.45

Tabla 12.9. Variables de desgaste e índices morfométricos para *Rumiodon inti*.

*Rumiodon inti* reúne las condiciones esenciales para ser clasificado como un faunívoro. Todos los índices, tanto los de desgaste como los morfométricos, son consistentes con una dieta faunívora. Los valores de F1/F2 son notablemente más elevados que el mínimo de los faunívoros (Tabla 11.6). El índice B/L, aunque no supera el mínimo de los faunívoros, se halla por encima de 3. Los índices morfométricos se encuentran todos dentro de los parámetros de los faunívoros. Un rasgo adicional que sustenta la faunivoría de *R. inti* es la gran longitud relativa de la postmetacrista. Aunque este último parámetro se ha calculado sobre un M1 y este diente exhibe una reducción de la preparacrista, dada la morfología general del género es probable que en los M2-3 los valores de LPM/LPP hayan sido elevados también. El tamaño corporal estimado para *R. inti* cae dentro del rango de los carnívoros/insectívoros (Fig. 11.14). Aunque existen especies estrictamente carnívoras en tamaños pequeños (10-100g), las mismas son la excepción y la mayoría de los carnívoros estrictos se ubican por encima del kilogramo de masa corporal (Fig. 11.14). Sobre esta base, aquí se establece que la dieta de *Rumiodon* consistió de pequeños vertebrados e insectos de consistencia blanda y dada la morfología generalizada de sus molares se lo clasifica como un pequeño faunívoro.

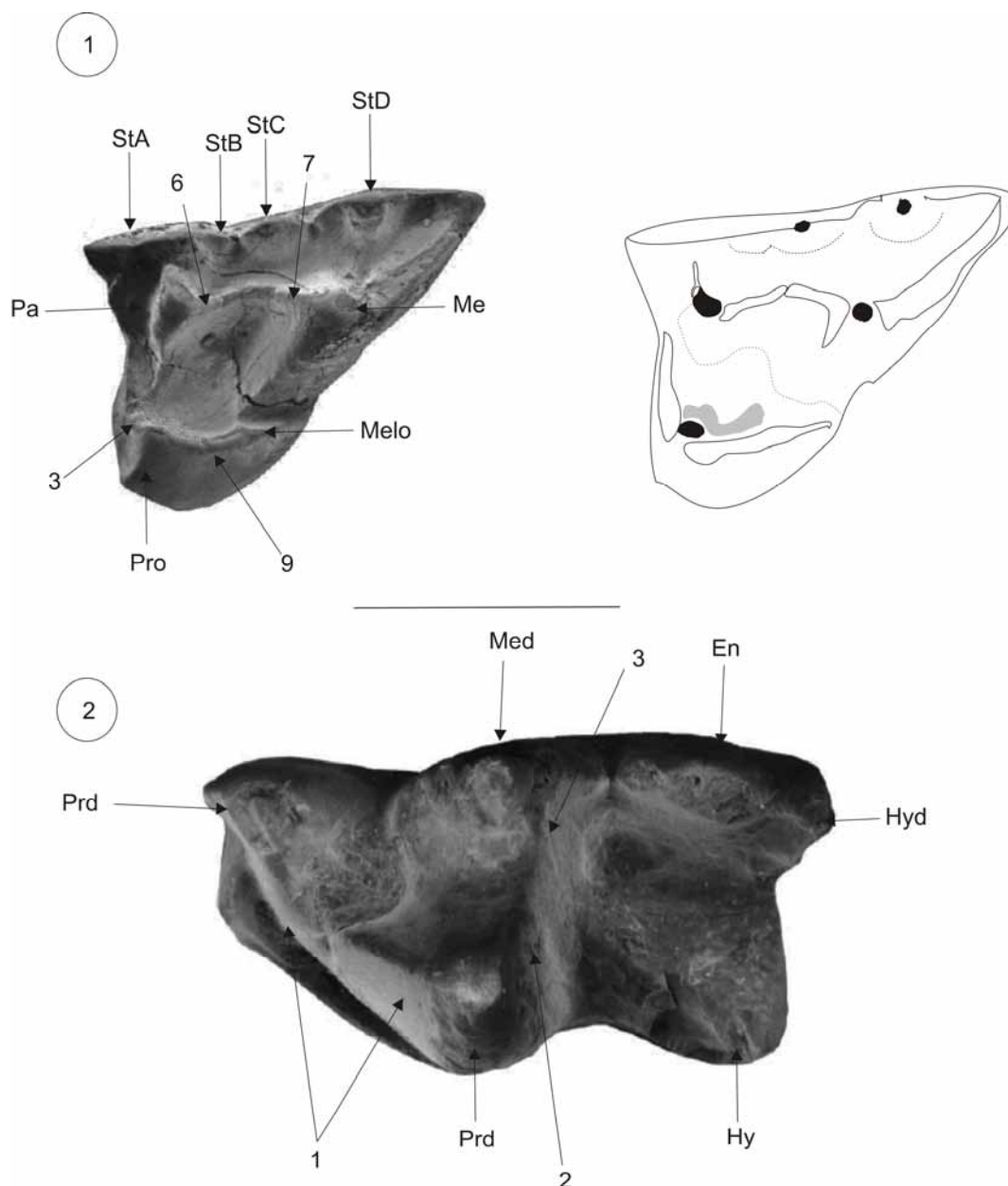


Figura 12.9. *Rumiodon inti*. 1. vista oclusal de un M2 aislado y su esquema de desgaste (LACM 144515, tipo). 2. vista oclusal de un m3 izquierdo aislado (LACM 140583). Escala: 1 mm.

#### JASKHADELPHYIDAE

##### *Jaskhadelphys* Muizon 1991 (Tiupampense)

*Jaskhadelphys* es el único género hasta ahora reconocido para la familia; su única especie reconocida, *J. minutus*, es de tamaño extremadamente pequeño. Los rasgos morfológicos de la dentición conocida de *Jaskhadelphys* son los de un insectívoro generalizado. Los molares superiores se caracterizan por la presencia de un protocono fuertemente comprimido en sentido anteroposterior, las cúspides son muy agudas, el paracono y el metacono tienen la misma altura, los cónulos están bien marcados (con el paracónulo más grande que el metacónulo); finalmente, existe un cíngulo anterobasal que se extiende



desde el paracónulo hasta la StA. La cuenca del trígono es estrecha, transversalmente larga y profunda. Las crestas están bien desarrolladas, la postmetacrista es muy larga y tiene una muesca o inflexión medial, la preparacrista une en forma recta el paracono con la StB y la centrocrista es ligeramente en V. La plataforma estilar es grande y forma una cuenca profunda, las cúspides estilares están presentes desde la StA hasta la StD, siendo la StB la mayor y más notable y estando la StC muy reducida.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI/TAL	ATAL/TRI	LTAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RGA	PWA	
<i>J. minutus</i>	TIU	0.18	69.77	30.23	21.82	78.18	2.31	3.58	na	na	na	1.72	na	na	na	5.61

Tabla 12.10. Variables de desgaste e índices morfométricos para *Jaskhadelphys minutus*.

El análisis del desgaste molar indica un predominio de la Fase I de corte pero con las facetas de molienda bien representadas (Tabla 12.10). La fase bucal de corte es la más activa y alcanza casi el 70% de las facetas de corte. El desgaste apical es relativamente bajo.

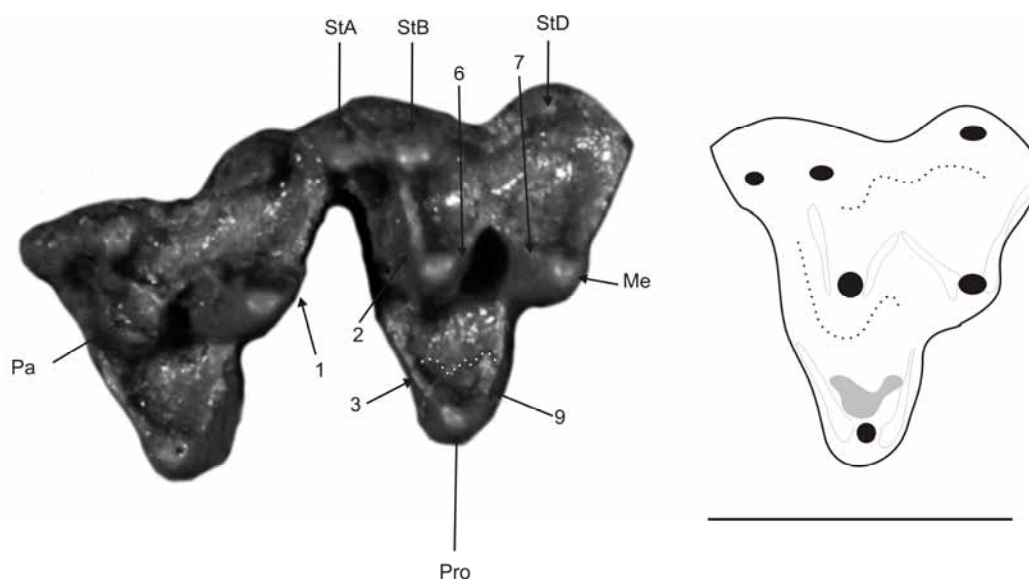


Figura 12.10. *Jaskhadelphys minutus*. Vista oclusal de los M3-4 derechos (YPFB Pal 6195, calco) con su esquema de desgaste. Escala: 1 mm.

La forma muy aguda de las cúspides, la angulosidad de las crestas, la presencia de cuencas profundas desarrolladas tanto en el trígono como en la plataforma estilar y el tamaño extremadamente pequeño estimado para *J. minutus* sugieren una dieta estrictamente insectívora para la especie. Desde el punto de vista metabólico, la tenencia de una masa corporal inferior a los 10 g implica demandas energéticas muy elevadas; en consecuencia, la calidad nutricional del alimento debe ser necesariamente alta. El umbral inferior de los 10 g de masa corporal es ocupado en la actualidad por mamíferos estrictamente insectívoros, granívoros y nectarívoros (Fig. 11.14). Sobre esta base y en función de los resultados del desgaste molar se establece una dieta estrictamente insectívora para *J. minutus*.

PERADECTIDAE***Peradectes*** Sigé 1971 (Tiupampense y fauna de Laguna Umayo)

Los representantes de este género poseen el paracono ligeramente más alto que el metacono, el protocono grande y la cuenca del trigono profunda. El paracónulo y el metacónulo están presentes pero son de pequeño tamaño; existe un paracángulo bien marcado y una plataforma estilar amplia que forma una cuenca profunda; las cúspides estilares están reducidas; la centrocrista es débilmente en V. La longitud relativa de las crestas en relación al largo total del diente es alta, al igual que la longitud de la postmetacrista en relación a la preparacrista. El espécimen conocido para la edad Tiupampense es un M3 aislado y roto en su esquina parastilar que ha sido referido como *Peradectes cf. austrinum*.

El análisis del macrodesgaste indica un predominio de la actividad de corte por sobre la de molienda (Tabla 12.11). Sin embargo, los resultados porcentuales son aproximados ya que el ejemplar está roto y parte de la faceta 2 no se puede observar, de modo tal que es probable que el valor de F1 sea superior al presentado en la Tabla 12.11. La Fase I está dominada por la actividad bucal con un desarrollo de facetas de casi el 70%. El desgaste apical es relativamente alto. Los valores de los índices B/L y F1/F2 se ubican dentro del rango de los insectívoros (Tabla 11.6).

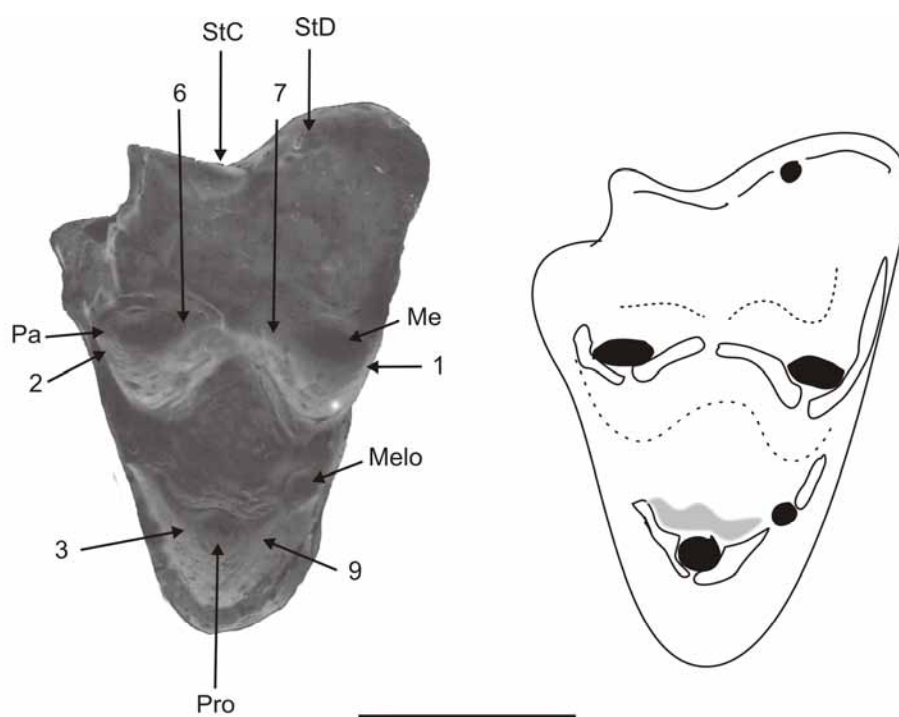


Figura 12.11. *Peradectes cf. austrinum*. Izquierda, vista oclusal de un M3 (YPFB Pal 6132). Derecha, esquema de desgaste del mismo espécimen. Escala: 1mm.

*Peradectes* muestra todos los rasgos morfológicos de un insectívoro generalizado. Las cúspides son agudas, las crestas largas y angulosas y las cuencas son profundas y amplias. El desgaste molar

evidencia un gran uso de la actividad de corte aunque la molienda es también importante. El tamaño corporal es consistente con el de los insectívoros tanto estrictos como aquellos que incorporan frutos en su dieta (Fig. 11.14). Sobre esta base aquí se establece una dieta de tipo insectívora/frugívora para *Peradectes austrinum*.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI/TAL	ATAL/TRI	LTAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RGA	PWA	
<i>P. austrinum</i>	TIU	0.33	69.23	30.77	23.53	76.47	2.25	3.25	na	na	na	2.49	na	na	na	48.44

Tabla 12.11. Variables de desgaste e índices morfométricos para *Peradectes austrinum*.

### *Andinodelphys* Marshall y Muizon 1988 (Tiupampense)

Los molares superiores de la única especie conocida del género, *A. cochabambensis*, tienen el protocono comprimido en sentido antero-posterior y con un ligero ensanchamiento posterior que desplaza anteriormente su ápice. Los cónulos son pequeños pero distintivos, la cuenca del trígono es profunda y alargada transversalmente. El paracínulo está bien marcado, la plataforma estilar es relativamente amplia y forma una cuenca profunda. Las cúspides estilares están todas presentes aunque la StB es de gran tamaño, superando en altura al paracono. La StC es pequeña y está dividida en dos cúspulas menores. Las crestas están bien desarrolladas, la postmetacrista es más larga que la premetacrista y esta última es recta y se conecta a la porción anterobasal de la StB. La centrocrista es recta. Los molares inferiores muestran un gran relieve entre el trigónido y el talónido. Este último está relativamente comprimido en sentido labiolingual. El protocónido es la cúspide más alta del trigónido y es subtriangular en sección. El paracónido es más pequeño que el metacónido y se ubica en el margen lingual del diente. Un rasgo notable de los molares inferiores es el mayor tamaño del hipoconúlido con respecto al entocónido. El hipocónido no es saliente.

Los resultados del análisis morfométrico muestran un elevado relieve entre el trigónido y el talónido como así también una inclinación casi recta de la pared distal del trigónido. El talónido está comprimido tanto en longitud como en superficie (Tabla 12.12). La postmetacrista duplica en tamaño a la preparacrista y la longitud relativa de las crestas es elevada.

El análisis del macrodesgaste indica un predominio de la Fase I de corte que enfatiza la actividad bucal por sobre la lingual (Tabla 12.12). La fase II alcanza un desarrollo moderado y el desgaste apical es elevado.

*Andinodelphys* exhibe valores de los índices morfométricos consistentes con hábitos faunívoros. El valor de RTRI/TAL es mayor a 0.2, el valor de PWA es mayor a 70°, los índices de compresión del talónidos son inferiores a 1 aunque superiores a 0.5 y el valor de LC/LT es superior a 1. Las variables de desgaste sin embargo, muestran valores levemente inferiores a los esperados para un faunívoro. El índice B/L es ligeramente superior a 3 mientras que el valor de F1/F2 es inferior a 3.

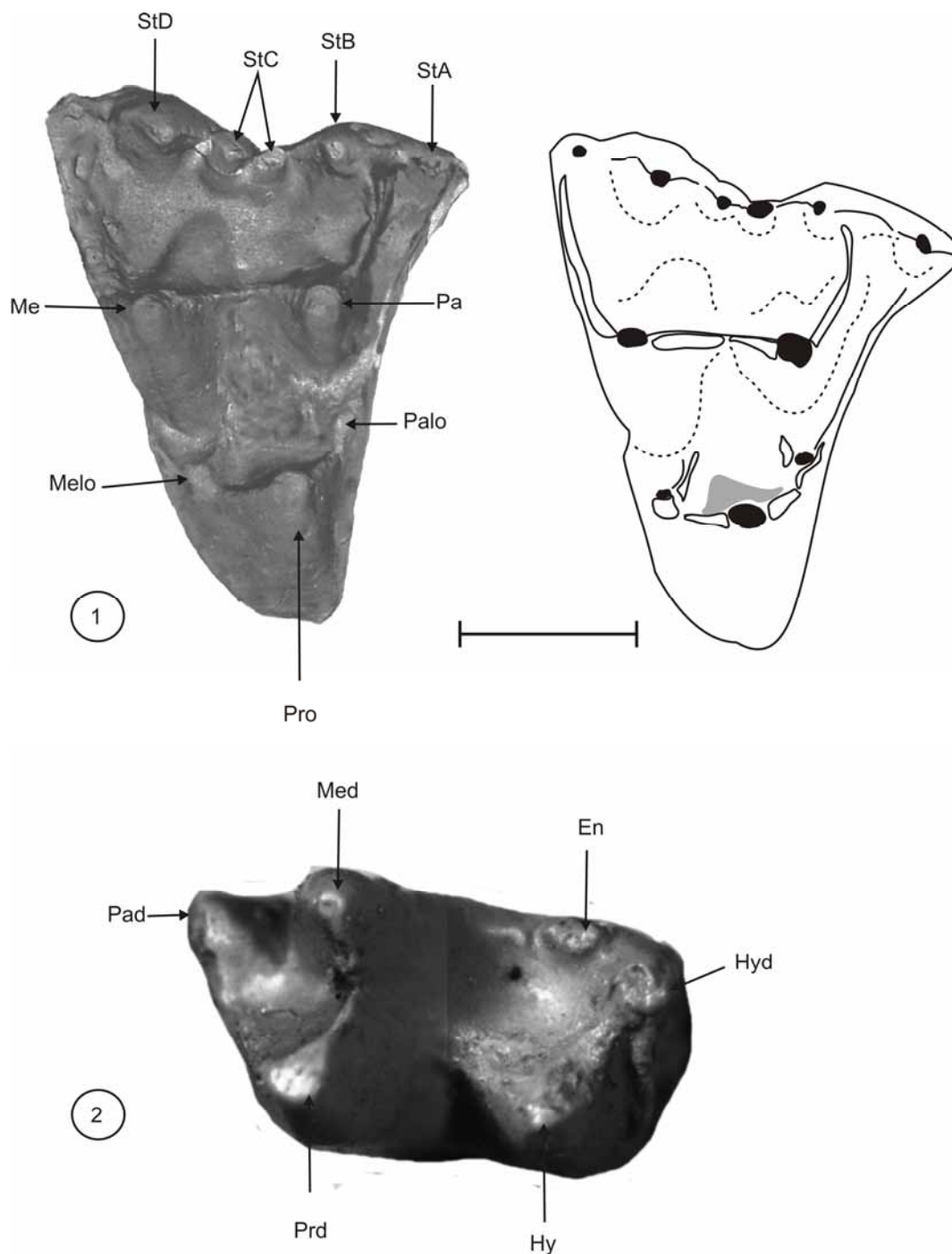


Figura 12.12. *Andinodelphys cochabambensis*. 1. Izquierda, vista oclusal de un M4 derecho aislado (YPFB Pal 6192, calco). Derecha, esquema de desgaste del mismo espécimen. 2. Vista oclusal de un m4 izquierdo (YPFB Pal 6194, calco). Escala: 1mm.

En función de los resultados de las variables morfométricas y de desgaste y de la morfología general de este género aquí se establece una dieta basada primordialmente en carne de vertebrados. El desarrollo preponderante de la Fase I de corte es consistente con esta hipótesis dietaria al igual que el tamaño corporal estimado para esta *A. cochabambensis* (Tabla 12.12). Los mamíferos carnívoros se localizan predominantemente por encima de los 1000 g (Fig. 11.14). Es probable que *Andinodelphys* no

haya subsistido exclusivamente en base a carne de vertebrados sino más probablemente en base a una dieta mixta que incluyera insectos y otros invertebrados como un elemento importante de su dieta. En este sentido, los valores del índice RGA caen en el rango de los carnívoros más omnívoros.

		VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							
ESPECIE	SALMA	AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI+ /TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	MC (g)
A. cohabambensis	TIU	0.58	75.73	24.27	28.84	71.16	3.12	2.66	0.41	0.72	0.84	2.22	1.42	0.89	80	1093.45

Tabla 12.12. Variables de desgaste e índices morfométricos para *Andinodelphys cohabambensis*.

***Peradectidae* gen. et sp. nov 1 (Itaboraiense)**

Los molares superiores de este taxón aun no descripto son braquiodontes y relativamente bunodontes. El protocono es grande, tiene su ápice anteriormente desplazado hasta aproximadamente la altura de la StB. La cuenca del trígono es amplia y poco profunda y sólo el metacónulo es distintivo aunque pequeño. La plataforma estilar es amplia, forma una cuenca poco profunda y porta las cúspides estilares StA, StB, StC y StD. La StB es el estilo más grande y supera en altura al paracono, al cual se enfrenta. La StD es ligeramente menor y se encuentra enfrentada al metacono, que es la cúspide más alta del trígono. La StC está reducida o ausente. La postmetacrista duplica en extensión a la preparacrista y se extiende hasta la esquina postero-labial del diente. La preparacrista es recta y se contacta con la StB por la base. La centrocrista tiene forma de “V”. Los molares inferiores tienen un alto relieve entre el trigónido y el talónido. El protocónido es la cúspide más alta del trigónido y es subtriangular en sección. El metacónido y el paracónido son aproximadamente un tercio más pequeños. La cuenca del talónido es muy amplia y poco profunda, el hipocónido es la cúspide más voluminosa; el hipoconúlido y el entocónido tienen altura similar aunque este último es de aspecto más columnar. La paracrístida tiene una muesca que la divide medialmente. La crístida oblicua y la posthipocrístida tienen una extensión equivalente.

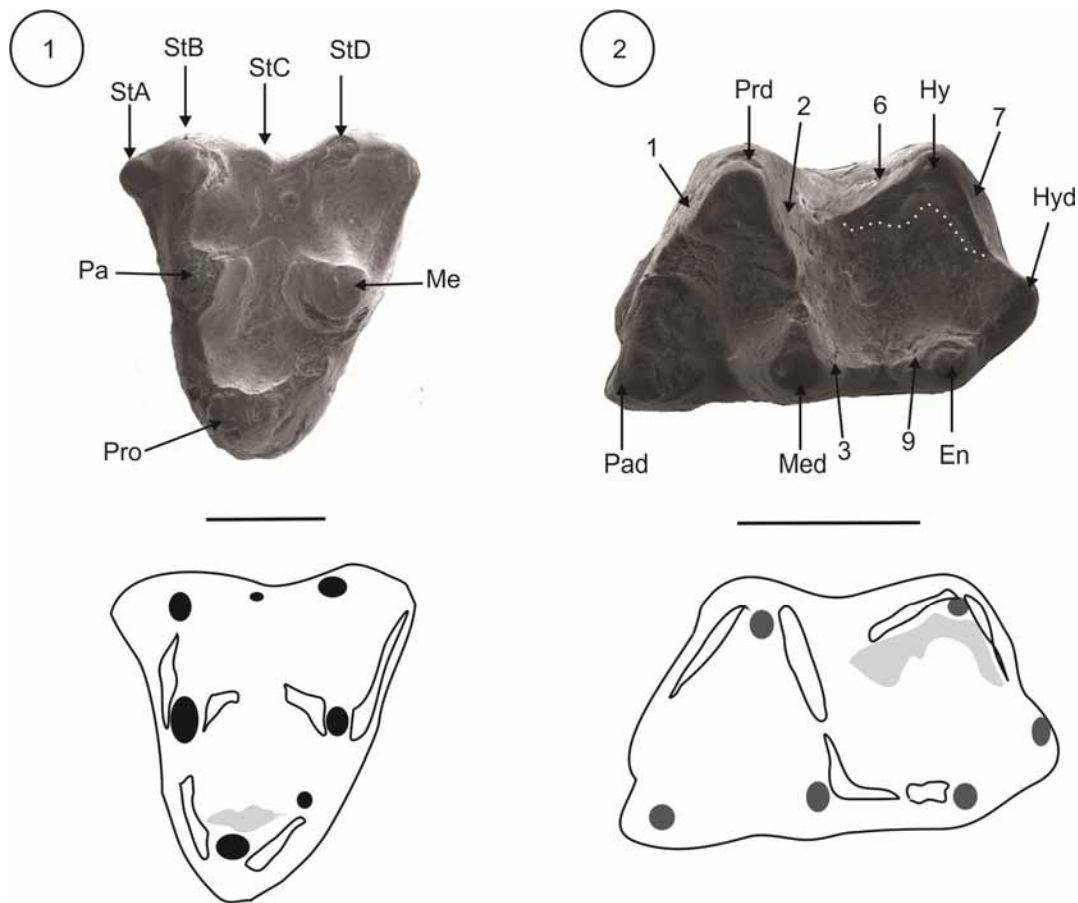


Figura 12.13. *Peradectidae* gen. et sp. nov 1. 1. Vista oclusal de un M1 derecho (MLP 90-II-5-165) y su esquema de desgaste. 2. vista oclusal de un m2 izquierdo y su esquema desgaste (MLP 90-II-5-147).

Las mediciones morfométricas indican relieves moderados entre el trigónido y el talónido que están acompañados por inclinaciones intermedias de la pared distal del trigónido (Tabla 12.13). Los talónidos están levemente comprimidos en relación al trigónido y la longitud relativa de las crestas es moderada. La postmetacrista duplica en longitud a la preparacrista.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI/TAL	ATAL/TRI	LTAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RGA	PWA	
<i>Peradectidae</i> gen. et sp. nov 1	ITA	0.60	79.22	20.78	21.02	78.98	3.81	4.14	0.25	0.91	0.85	2.14	1.58	0.96	60	174.42

Tabla 12.13. Variables de desgaste e índices morfométricos para *Peradectidae* gen. et sp. nov 1.

El análisis del macrodesgaste indica un predominio de la Fase I de corte que alcanza el 79% con las facetas bucales notablemente más desarrolladas que las linguales. El desgaste apical es notablemente elevado.

Los índices morfométricos están dentro de los parámetros de la insectivoría. El RTRI/TAL es mayor a 0.2, los índices de compresión del talónido son inferiores a 1 y el LC/LT es superior a 0.5. Estos resultados así como los valores de los índices de desgaste son consistentes con el consumo de insectos de blandos. Sin embargo, el valor de PWA (60°) sugiere una dureza mayor tal vez intermedia de los insectos consumidos que se refleja también en el elevado desgaste apical. La longitud relativa de la

postmetacrista que duplica a la de la preparacrista sugiere el procesamiento de insectos blandos. En este contexto, aquí se establece una dieta insectívora basada primordialmente en insectos blandos (Tipo 1 o 2) y complementada con insectos más duros (Tipo 3 tal vez). El tamaño corporal estimado para *Peradectidae gen. et sp. nov 1* es consistente con esta asignación dietaria ya que se halla en el rango de la insectivoría (Fig. 11.14).

***Peradectidae gen. et sp. nov 2* (Itaboraiense)**

Este nuevo taxón, aún no descrito, está representado solamente por molares inferiores. La corona es de altura media, las cúspides son bunoides y las cuencas están bien desarrolladas. El relieve entre el trigónido y el talónido es moderado. El protocónido es la cúspide más alta del trigónido y el metacónido y paracónido tienen altura similar. En el talónido el hipoconúlido está reducido, el hipocónido es la cúspide más voluminosa y el entocónido es grande y columnar. El hipocónido no es saliente. La paracrística tiene una muesca prominente que la divide medialmente.

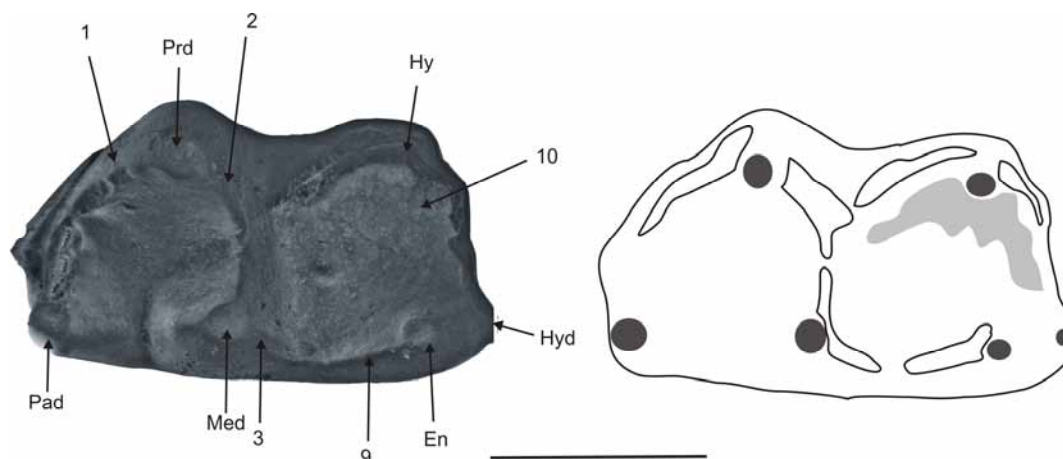


Figura 12.14. *Peradectidae gen. et sp. nov 2*. Vista oclusal de un ml derecho (MLP 90-II-5-282) con su esquema de desgaste. Escala: 1 mm.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI/TAL	ATAL/TRI	LTAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RGA	PWA	
<i>Peradectidae gen et sp. nov 2</i>	ITA	0.27	69.96	30.04	38.98	61.02	2.33	1.57	0.21	0.76	0.83	na	1.40	0.84	73	76.27

Tabla 12.14. Variables de desgaste e índices morfométricos para *Peradectidae gen. et sp. nov 2*.

Los índices morfométricos calculados para este taxón aun innominado exhiben un conjunto de características que sugieren una dieta en base a insectos blandos. Los valores de todos los índices se encuentran en el rango de los insectívoros no durófagos. Los relieves son superiores a 0.2, los PWA superiores a 70° y los talónidos están comprimidos (valores menores a 1 de ambos índices). Sin embargo, los valores de LC/LT son inferiores a 1.5, los de B/L menores a 3, al igual que los de F1/F2 (Tabla 12.14). Esto, sumado a la morfología de las crestas que no son angulosas, el aspecto bunoides de las cúspides y la escasa profundidad de las cuencas, indican un consumo de insectos de dureza más elevada. En este sentido, el elevado porcentaje de la Fase II (38,9%) indica una actividad de molienda

importante sobre la cuenca del talónido. Adicionalmente, el desgaste correspondiente a la Fase I lingual es notablemente alto en relación a otros peradectidos. En conjunto, todos estos rasgos cualitativos y cuantitativos sugieren una dieta basada en insectos duros. La masa corporal estimada para *Peradectidae gen. et sp. nov 2* es consistente con la insectivoría (Fig. 11.14).

***Peradectidae gen. et sp. nov 3* (Itaboraiense)**

Los molares superiores tienen la plataforma estilar moderadamente desarrollada. La StB y la StD son grandes, la StC es más próxima a la StD pero de mucho menor tamaño. La centrocrista es recta. La preparacrista es corta y la postmetacrista la duplica en longitud (Ver tabla 12.15). Los molares inferiores, tienen los trigónidos tan anchos como largos, los talónidos con los hipocónidos altos y los entocónidos lateralmente comprimidos.

Los valores de los índices morfométricos se encuentran en el rango de la insectivoría. El valor de RTRI/TAL supera a 0.2, el valor de PWA es inferior a 70° y los valores de los índices de compresión del talónido son inferiores a 1. El valor de LC/LT es superior a 1.5 y notablemente la postmetacrista es ligeramente más larga que la preparacrista. Este conjunto de rasgos son contradictorios respecto del tipo de insectos consumidos. Por un lado, los relieves e índices de compresión del talónido son consistentes con el consumo de insectos blandos mientras que por el otro, los valores de LPM/LPP y de PWA son consistentes con el consumo de insectos más duros.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI/TAL	ATAL/TRI	LTAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RGA	PWA	
<i>Peradectidae gen et sp. nov 3</i>	ITA	0.17	63.38	36.6	23.2	76.8	1.7	3.3	0.24	0.8	0.75	1.08	1.66	0.9	68	579.93

Tabla 12.15. Variables de desgaste e índices morfométricos para *Peradectidae gen et sp. nov 3*.

Las variables de desgaste molar muestran un predominio de las facetas de corte con un notable componente lingual (Tabla 12.15). El desgaste apical es relativamente bajo. Los valores de los índices, aunque se hallan en el rango de la insectivoría, no son concluyentes respecto del tipo de insectos consumidos. Por un lado el F1/F2 es indicativo del procesamiento de materiales blandos y por el otro el B/L sugiere un consumo de elementos más duros o al menos con resistencias iniciales mayores. Tanto las variables de desgaste como morfométricas sugieren una dieta mixta en cuanto a las propiedades mecánicas de los alimentos consumidos. Aunque el consumo de insectos blandos es probable que haya ocurrido, los rasgos morfológicos y funcionales que sugieren durofagia pueden reflejar, en realidad, el consumo de materia vegetal como frutos con pericarpios resistentes. El notable uso de la fase lingual sustenta esta hipótesis que está además avalada por la elevada masa corporal estimada para *Peradectidae gen et sp. nov 3* (Tabla 12.15). En este sentido es interesante notar que la masa corporal estimada para *Peradectidae gen. et sp. nov 3* se encuentra ligeramente por encima de la mediana para los frugívoros (Fig. 11.14). En función de la evidencia aquí planteada se establece para *Peradectidae gen et sp. nov 3* una dieta insectívora/frugívora basada en materiales blandos.



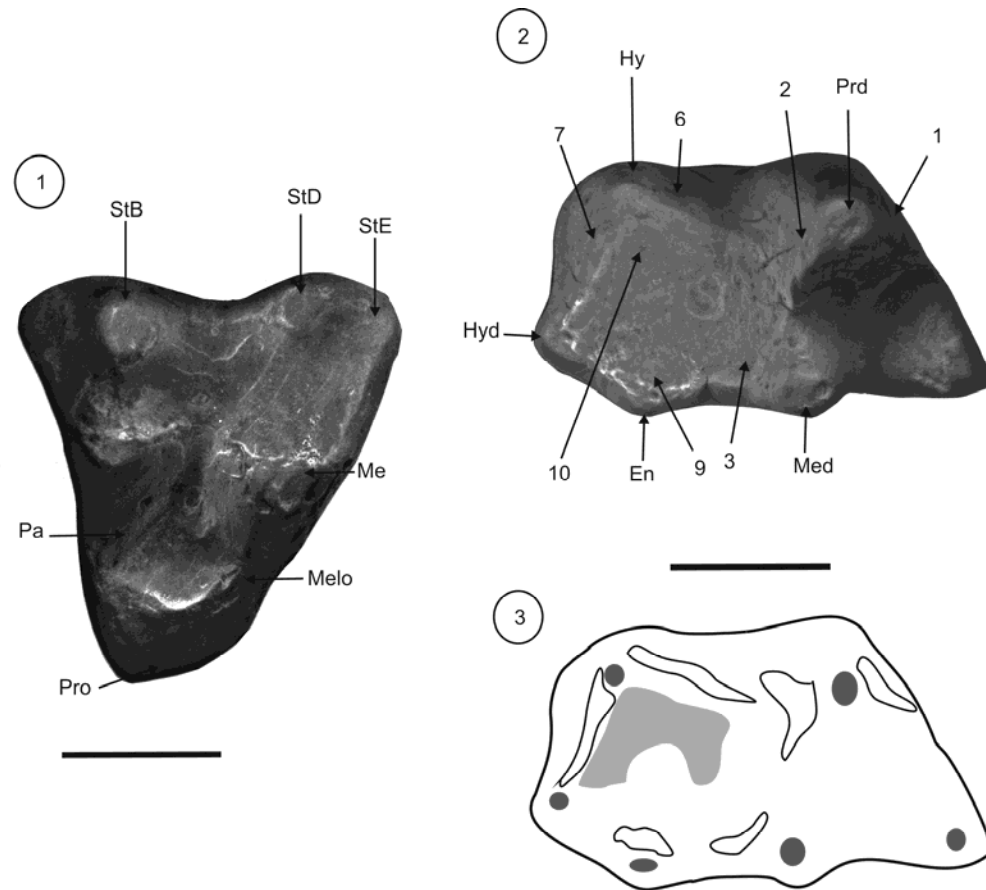


Figura 12.15. *Peradectidae* gen et sp. nov 3. 1. Vista oclusal de un M3? Derecho (MLP 90-II-5-101); 2. Vista oclusal de un m2 derecho (MLP 90-II-5-116) y 3. Esquema de desgaste de este último espécimen. Escala: 1 mm.

***Peradectidae* gen. et sp. nov 4** (fauna de Paso del Sapo; Eoceno temprano-medio)

Este taxón está representado por molares superiores. Los molares son más largos que anchos. El protocono está comprimido transversalmente, el paracónulo está ausente y el metacónulo es pequeño pero distintivo. Hay un cingulo anterobasal y el metacónulo forma una plataforma que se extiende labialmente por debajo de la postmetacrista. La cuenca del trígono no es muy amplia. La plataforma estilar está expandida y forma una cuenca poco profunda. Las cúspides estilares B y D son las más notorias. La B es la más voluminosa y alta, la StD es más pequeña y la StC es vestigial. La StA se reduce a una cúspula pequeña en la esquina antero-labial del diente. Las crestas son angulosas y las bucales están más desarrolladas que las linguales. La postmetacrista es más larga que la preparacrista (Tabla 12.16) y se extiende hasta la esquina postero-labial del diente. La centrocrista es casi recta.

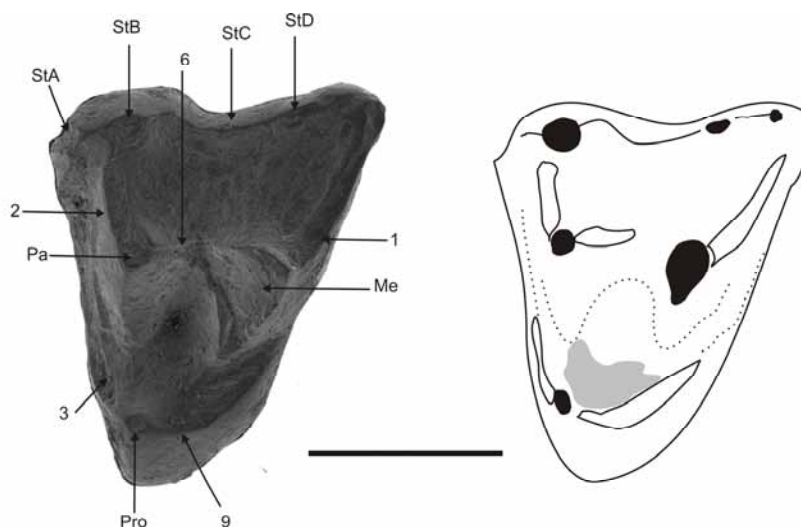


Figura 12.16. *Peradectidae gen et sp. nov 4*. Vista oclusal de un M3 derecho (LIEB-PV 1031) y su esquema de desgaste. Escala: 1 mm.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI /TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	
<i>Peradectidae gen. Et sp. nov 4</i>	SAPO	0.25	73.39	26.61	17.67	82.33	2.76	4.66	na	na	na	1.46	na	na	na	41.59

Tabla 12.16. Variables de desgaste e índices morfométricos para *Peradectidae gen. et sp. nov 4*.

Las variables de desgaste muestran un notable predominio de la Fase I de corte, que a su vez enfatiza la actividad bucal (Tabla 12.16). Los valores de F1/F2 son superiores a 4 y los de B/L ligeramente inferiores a 3. El desgaste apical es moderado.

Las variables de desgaste y morfométricas son indicativas de una dieta compuesta primordialmente por insectos de consistencia blanda. La masa corporal estimada para *Peradectidae gen. et sp. nov 4* se halla muy cerca del valor para la mediana de los insectívoros estrictos (Fig. 11.14).

### PROTODIDELPHIDAE

***Protodidelphis*** Paula Couto 1952 (Itaboraiense-Fauna de Paso del Sapo)

La dentición premolar de este género está caracterizada por un aumento en tamaño desde p1 al p3. El P3 es tan largo como el M, de aspecto robusto y sin cúspides accesorias. Los molares aumentan de tamaño hacia atrás. El metacono es la cúspide más alta del diente en los M1-3. La plataforma estilar está moderadamente desarrollada y las cúspides estilares StB y StD son enormes, tan o más grandes que el paracono y metacono y portan desgaste apical. La StA está presente en los M1-3, se restringe al reborde antero-labial del diente y se conecta al protocono mediante el cíngulo antero-basal. El protocono es amplio y su ápice está desplazado anteriormente, la cuenca del trigono es poco profunda y no hay cónulos. La preparacrista es más corta que la postmetacrista en todos los molares y la centrocrista tiene forma de “U”. Los molares inferiores tienen escaso o nulo relieve entre el trigónido y el talónido ya que el hipocónido es tan alto como el protocónido. El trigónido es más corto que el talónido y este último tiene una cuenca amplia y poco profunda. El entocónido es una gran cúspide columnar y el hipoconúlido

se restringe al reborde postero-lingual del diente, ligeramente atrás del entocónido. Los hipocónidos son salientes. Las crestas del trigónido son equivalentes en extensión a las del talónido. La paracrística no tiene muesca, la crística oblicua y la posthipocrística están bien desarrolladas, dándole al hipocónido un aspecto subtriangular.

Los valores de los índices morfométricos están dentro de los parámetros para los frugívoros/insectívoros. Los relieves son inferiores a 0.2 en todas las especies; los valores de PWA son inferiores o iguales a 70, los talónidos están expandidos con valores de los índices superiores a 1 (excepto en *P. sp. nov. 1*), los valores de LC/LT son superiores a 1.5 en todas las especies (Tabla 12.17).

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI/TAL	ATAL/TRI	LTAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RG	PWA	
<i>P. vanzolini</i>	ITA	0.23	62.56	37.44	29.98	70.02	1.67	2.38	0.02	1.47	1.14	2.26	1.60	1.05	70	1074.53
<i>P. mastodontoidea</i>	ITA	0.28	65.84	34.16	33.48	66.52	1.93	1.99	0.01	1.18	1.52	1.69	1.81	1.32	50	1033.17
<i>P. sp. nov. 1</i>	ITA	0.25	74.28	25.72	47.26	52.74	2.89	1.12	0.05	0.97	0.84	1.72	1.80	1.06	50	1371.22
<i>P. sp. nov. 2</i>	SAPO	0.29	70.01	29.99	39.71	60.29	2.33	1.55	0.03	1.22	1.32	1.77	1.68	1.11	65	578.11
		0.26	68.17	31.83	37.61	62.39	2.21	1.76	0.03	1.21	1.17	1.86	1.72	1.14	56.67	1053.85*

Tabla 12.17. Variables de desgaste e índices morfométricos para cuatro especies del género *Protodidelphis*. (\*) valor de la mediana.

El análisis del macrodesgaste muestra valores notablemente altos de las facetas correspondientes a la Fase II de molienda. Aunque el desgaste de corte alcanza porcentajes mayores (62.4% en promedio), el mismo exhibe un elevado porcentaje de facetas linguales (31.83% en promedio). El desgaste apical es moderado en todas las especies. En general, todas las especies muestran valores similares en las variables de desgaste a excepción de *P. vanzolinii* que tiene los valores más altos de F1 (70%). Este valor se corresponde con el valor notablemente alto de la longitud relativa de la postmetacrística y del ángulo de inclinación de la pared distal del trigónido que exhibe esta especie (Tabla 12.17). Los valores del índice F1/F2 se encuentran dentro del rango de los insectívoro/frugívoros, mientras que los valores de B/L se hallan en el rango tanto de los frugívoros estrictos como los mixtos (véase la Tabla 11.6).

La morfología general y el desgaste de las especies de *Protodidelphis* es consistente con una dieta basada principalmente en frutos con resistencias bajas tanto iniciales como a la propagación de las fracturas y secundariamente en insectos blandos dados los valores altos de LC/LT. Los valores más elevados de F1 y de la longitud de la postmetacrística resultantes para *P. vanzolinii* pueden estar relacionados con la incorporación de una mayor proporción de insectos blandos como elemento complementario de la dieta de esta especie. Las masas corporales estimadas concuerdan con el rango ocupado por los frugívoros (Fig. 11.14). La mediana para el género se halla ligeramente por debajo del tercer cuartil de los frugívoros estrictos. Sin embargo, una especie resultó con una estimación mucho menor de masa corporal en relación a sus congéneres, *P. sp. 2* es casi dos veces más pequeña que la mediana grupal. Este valor de masa corporal no impone restricciones a una dieta frugívora y de hecho se encuentra mucho más cerca de la mediana para los mamíferos frugívoros que de su propia mediana genérica.

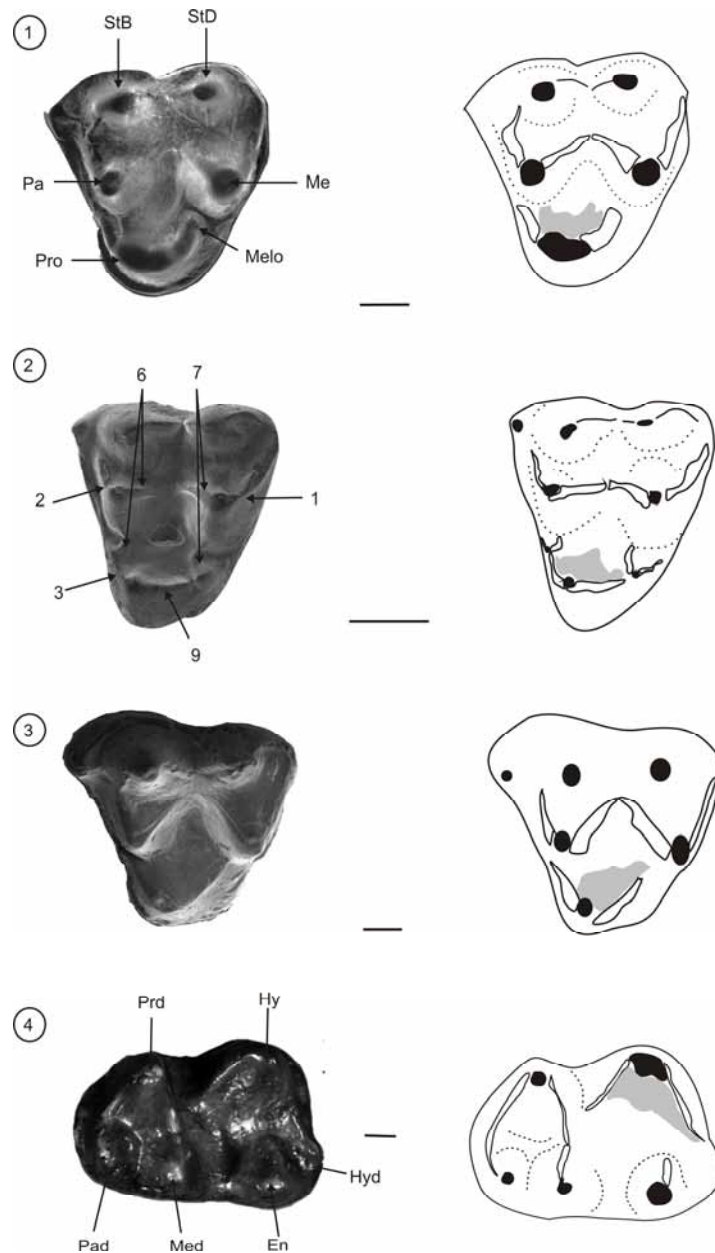


Figura 12.16. *Protodidelphis*. 1. *P. mastodontoidea*. Vista oclusal de un M1 izquierdo (DGM 896-M). 2. *Protodidelphis* sp nov. 1. Vista oclusal de un M2 derecho (MLP 90-II-5-18). 3. Vista oclusal de un M1 derecho (MLP 90-II-5-19). 4. Vista oclusal de un m2 derecho (MLP 79-I-5-23). A la derecha se grafican los esquemas de desgaste correspondientes a cada espécimen. Escala: 1 mm.

#### ***Guggenheimia* Paula Couto 1952 (Itaboraiense)**

La dentición antemolar de los representantes de este género se caracteriza por poseer premolares pequeños que aumentan de tamaño desde el P1 al P3. El aspecto general de los premolares es el de un diente con su cúspide mayor desplazada anteriormente y con la cresta cortante convexa hacia arriba. Los p2-3 tienen un pequeño talónido. La dentición molar superior aumenta de tamaño desde el M1 hasta el M3 y el M4 es más pequeño. El protocono tiene el ápice desplazado anteriormente y está ligeramente comprimido en sentido labio-lingual. El metacono es la cúspide más alta. La plataforma estilar es

reducida y las cúspides estilares B y D son enormes y están gastadas en su ápice. La StA está restringida al reborde antero-labial de los molares. Las crestas del metacono son ligeramente más largas que las del paracono y las del protocono. La centrocrista es fuertemente en V y se extiende hasta la base de los estilos StB y StD que se hallan desplazados medialmente y están muy cercanos entre sí. El rasgo más notable de los molares superiores es el desplazamiento anterior del protocono y, como consecuencia, la terminación de la postprotocrista en la porción anterobasal del metacono. Los molares inferiores se caracterizan por un bajo relieve entre el trigónido y el talónido. El trigónido está comprimido lateralmente pero es ligeramente más largo que el talónido. El protocónido es la cúspide más voluminosa pero es ligeramente más alta que el metacónido. La cuenca del talónido es poco profunda, el hipocónido es la cúspide más alta y el entocónido es grande y columnar. Las crestas del trigónido y el talónido son equivalentes en extensión. La paracrística no presenta muesca.

Los valores de los índices morfométricos están en el rango de la insectivoría/ frugivoría (Tabla 12.18). Los valores de relieve son inferiores a 0.2, los de PWA inferiores a 70, los talónidos están escasamente comprimidos con valores de los índices ligeramente menores a 1 y los valores de LC/LT son inferiores a 1.5. En cuanto a la relación con el tipo de insectos consumidos, es probable que aquellos de dureza elevada fueran los predilectos por las especies de *Guggenheimia*, tal como lo sugieren los valores de los índices anteriores.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI/TAL	ATAL/TRI	LTAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RGA	PWA	
<i>G. brasiliensis</i>	ITA	0.33	62.56	37.44	29.98	70.02	1.67	2.38	0.08	0.95	0.9	1.49	1.20	0.98	68	128.5
<i>G. crocetti</i>	ITA	0.38	65.84	34.16	33.48	66.52	1.93	1.99	0.16	0.91	0.84	na	1.25	0.94	66	196.14
<i>Guggenheimia sp. nov 1</i>	ITA	0.41	59.67	40.33	32.71	67.29	1.48	2.05	0.03	0.84	0.86	1.42	1.31	0.93	45	423.27
<b>Promedio</b>		0.37	62.69	37.31	32.06	67.94	1.69	2.14	0.09	0.90	0.87	1.46	1.25	0.95	59.67	196.14*

Tabla 12.18 Variables de desgaste e índices morfométricos para las especies de *Guggenheimia*. (\*) valor de la mediana.

El análisis del macrodesgaste indica un predominio de la Fase I (67.9% en promedio) pero con un importante despliegue de las facetas correspondientes a la Fase II. Dentro de la FI las facetas linguales alcanzan porcentajes elevados del 37.3% en promedio. El desgaste apical es elevado y se observa una laguna de desgaste en la cuenca del trigono a la altura de la centrocrista que atestigua las elevadas fuerzas de compresión durante la etapa de pinchado y rotura del alimento. Los valores de los índices son inferiores a 3 tanto para F1/F2 como para B/L, valores que están dentro de los parámetros establecidos para los insectívoro/frugívoros (Tabla 11.6).

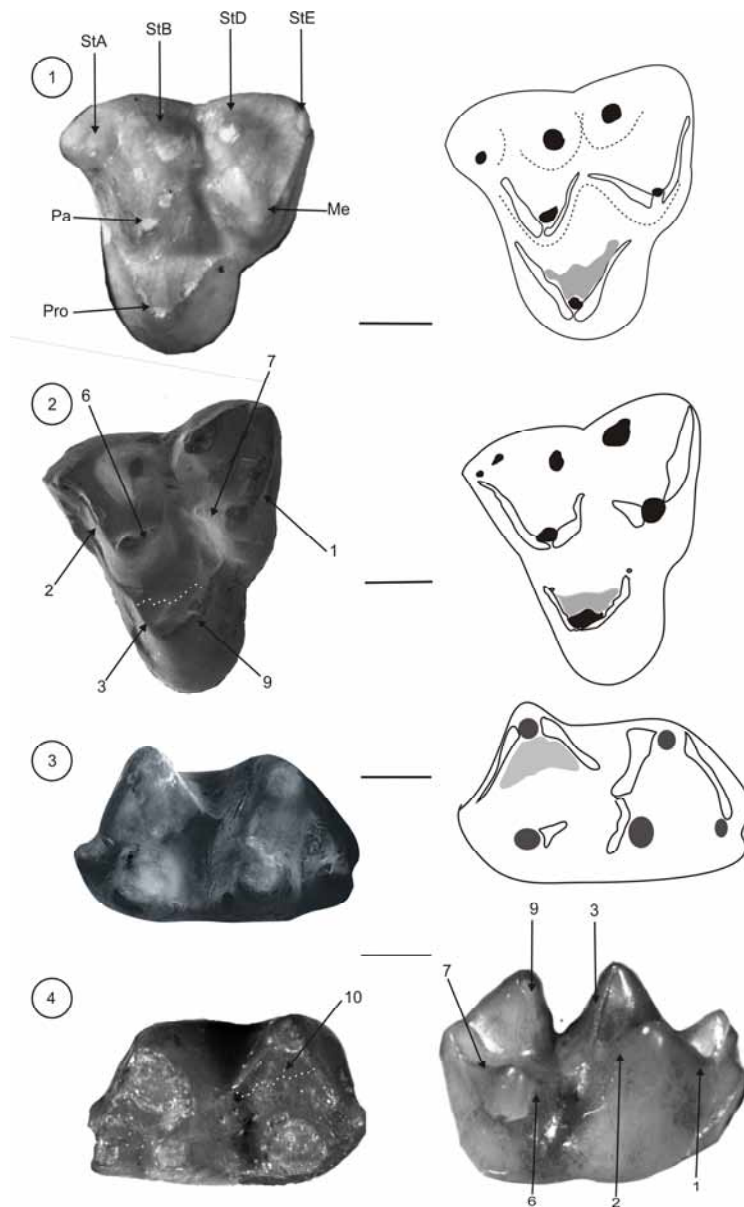


Figura 12.18. *Guggenheimia*. 1. *G. crocheti*. Vista oclusal de un M1 derecho (MLP 90-II-5-56). 2. *G. sp. nov. 1*. vista oclusal de un M2 (MLP 90-II-5-92). 3. *G. sp. nov. 1*. vista oclusal de un m3 izquierda (MLP 90-II-5-79). 4. *G. crocheti*. Vista oclusal un m3 izquierdo (MLP 90-II-5-72). Escala: 1 mm.

Desde el punto de vista morfológico las especies de *Guggenheimia* tienen rasgos en su dentición molar que las habilita para procesar alimentos duros y quebradizos con índices de fragmentación elevados. Tales propiedades mecánicas están presentes en insectos duros. Las variables de desgaste son consistentes con el procesamiento de insectos duros tal como lo indican los valores elevados de desgaste apical y el notable desarrollo de la fase II. Asociado a esto se observa una actividad de corte lingual que alcanza porcentajes elevados sugiriendo que, durante los estadios finales de la Fase I se generan conjuntamente fuerzas de corte y de molienda que conducen a la fragmentación final de la partícula de alimento. La mediana de las masas corporales estimadas para las especies de *Guggenheimia* se encuentra en el rango de la insectivoría aunque supera ampliamente la mediana para esta categoría

dietaria (Fig. 11.14). Sin embargo, la especie de Las Flores (*Guggenheimia sp. nov 1*) se distancia notablemente de las restantes superando en dos ordenes y medio de magnitud a la mediana genérica. Esta especie tiene además los valores más bajos de relieve, los más bajos de inclinación de la pared distal del trigónido y los más altos de porcentaje de uso de la Fase II. Todas estas características sugieren que *Guggenheimia sp. nov 1* debe haber sido un insectívoro/frugívoro, tomando como elemento complementario a su dieta frutos turgentes con índices de fragmentación no muy bajos.

***Zeusdelphys* Marshall 1987 (Itaboraiense)**

*Zeusdelphys complicatus* está representado por un molar superior aislado, de tamaño grande y aspecto robusto, más largo que ancho. El protocono está desplazado anteriormente, la cuenca del trigono es amplia y poco profunda. El metacono es la cúspide más alta del trigono y es de altura equivalente a las enormes cúspides estilares StB y StD. Estas últimas se encuentran desplazadas medialmente, muy cercanas entre sí, de manera tal que sus bases están en contacto. El paracono está reducido y fusionado a la base de la gran StB. La plataforma estilar está reducida. Las crestas del metacono son equivalentes en extensión a las del protocono. La preparacrista se contacta con la StA que es una cúspide pequeña ubicada en el reborde antero-labial del diente. La centrocrista tiene forma de “U”.

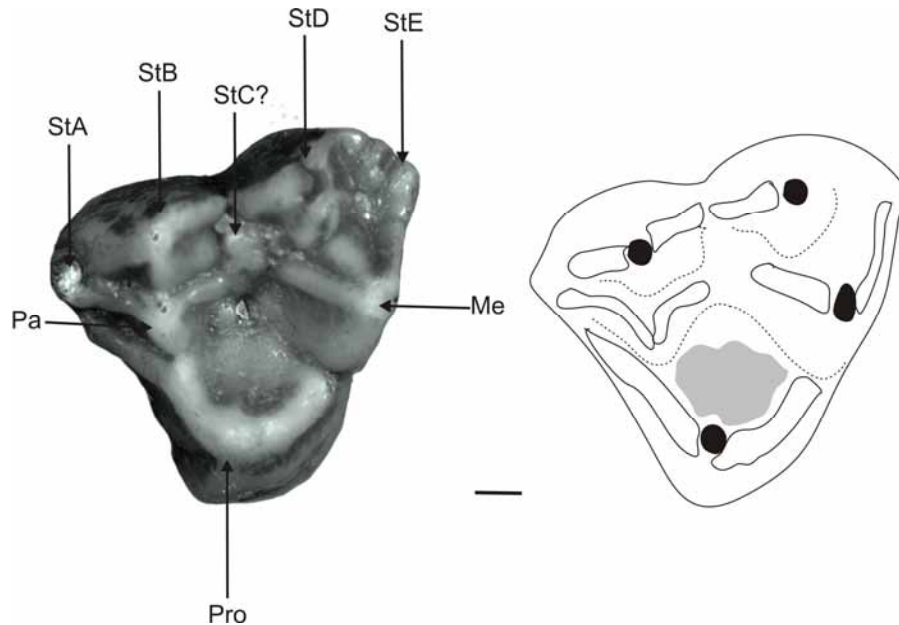


Figura 12.19. *Zeusdelphys complicatus*. Vista oclusal de un M1? izquierdo (MCT 2830-M, calco). Escala: 1 mm.

		VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							
ESPECIE	SALMA	AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI /TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	MC (g)
Z. complicatus	ITA	0.10	57.10	42.90	29.56	70.44	1.33	2.38	NA	NA	NA	1.23	na	NA	NA	6786.89

Tabla 12.19. Variables de desgaste e índices morfométricos para *Zeusdelphys complicatus*.

El análisis del macrodesgaste indica un predominio de las facetas de corte que constituyen casi el 70% del desgaste total. Las facetas linguales están notablemente desarrolladas conformando el 42% de las facetas de corte. El desgaste apical es bajo.

Desde el punto de vista morfológico, *Zeusdelphys* reúne los rasgos básicos de un frugívoro: escaso desarrollo de crestas, cúspides y crestas redondeadas, cuencas poco profundas y molares de aspecto robusto. Morfológicamente es muy similar a *Protodidelphys* aunque con un tamaño muy superior. Las variables de desgaste son consistentes con la frugivoría aunque se observa una variante en esta especie. La función de molienda está desarrollada de manera moderada (30 %), sin embargo, hay un énfasis en el despliegue de las facetas linguales de corte normalmente asociado con la actividad de molienda durante los estadios finales de la Fase I. Las estimaciones de masa corporal resultan en valores muy altos en relación a los “Ameridelphia” (Tabla 12.19). Comparando con la distribución general para mamíferos (Fig. 11.14) la masa corporal de *Zeusdelphys* es superior a la mediana de cualquiera de las cuatro combinaciones de frugivoría. Sin embargo, los límites superiores acotan la comparación a los frugívoros estrictos y a los frugívoro/folívoros (Tabla 11.8). El máximo para la primera categoría es de 20.4 kg y para la segunda de 6.9 kg. En función de esto y teniendo en cuenta que *Zeusdelphys complicatus* no presenta en su dentición rasgos morfológicos compatibles con la folivoría, aquí se estima una dieta frugívora para esta especie.

***Carolocoutoia*** Goin, Oliveira y Candela 1996 (Itaboraense)

*Carolocoutoia ferigoloi* es sólo conocido por un molar superior al cual no se le ha medido el desgaste. La corona es baja, las cúspides son también bajas y bunoides y tienen las bases infladas. Las crestas son cortas y redondeadas. Tienen una gruesa capa de esmalte que exhibe crenulaciones en el margen labial. Las cúspides estilares StA, StB y StD están presentes y conectadas por crestas. La StB es la cúspide de mayor tamaño del diente. El paracono es la cúspide más pequeña del triángulo, la preparacrista está dirigida hacia la StA; sin embargo, termina en la base de la StB. El metacono es más grande que el paracono y la postmetacrista es corta y ligeramente curvada hacia el borde metastilar. El protocono tiene su ápice desplazado anteriormente.

*Carolocoutoia* reúne las condiciones esenciales para ser considerado un frugívoro. Los molares presentan un escaso desarrollo de crestas y las mismas son poco angulosas, las cúspides son globosas y los dientes son braquiodontes con el esmalte crenulado. Los 3.7 kg estimados para *C. ferigoloi* se encuentran en el rango de los frugívoros estrictos, aunque superando ampliamente el tercer cuartil en la distribución de tamaños corporales para esta categoría (Tabla 11.8).



PUCADELPHYIDAE***Pucadelphys*** Marshall y Muizon 1988 (Tiupampense)

La dentición antemolar de *Pucadelphys andinus* está compuesta por incisivos simples (5/4) que se disponen en una serie continua sin diastemas y en la cual el I5 es más pequeño que el resto. El canino superior es enorme, agudo, recurvado posteriormente y ovalado en sección. El canino inferior es más pequeño. Los premolares (3/3) aumentan de tamaño desde el P1 hasta el P3. Los últimos dos tienen un pequeño talónido y una pequeña cúspide anterobasal, el P3 tiene, además, un débil cíngulo rodeando la corona.

Los molares superiores tienen los protoconos amplios, los cónulos bien distintivos aunque no muy grandes, la cuenca del trigono es amplia. El metacono es ligeramente más alto que el paracono, la plataforma estilar es amplia y porta todas las cúspides estilares. La StB es el estilo de mayor tamaño y las StA, StC y StD son de tamaño similar. Las crestas están desarrolladas en forma equivalente, la postmetacrista es sólo ligeramente más larga que preparacrista. La centrocrista es fuertemente en “V”. Los molares inferiores exhiben un alto relieve entre el trigónido y el talónido. El trigónido se comprime en sentido antero-posterior desde los m1 hasta los m4. El protocónido es la cúspide más alta y le sigue el metacónido. El paracónido es la cúspide más pequeña del trigónido y se ubica medialmente. La cuenca del talónido es profunda y el hipocónido es la cúspide más voluminosa aunque, en altura, es equivalente al entocónido y al hipoconúlido. El hipocónido no es saliente y la crístida oblicua está bien desarrollada. La paracrístida es la cresta más larga y no presenta muesca.

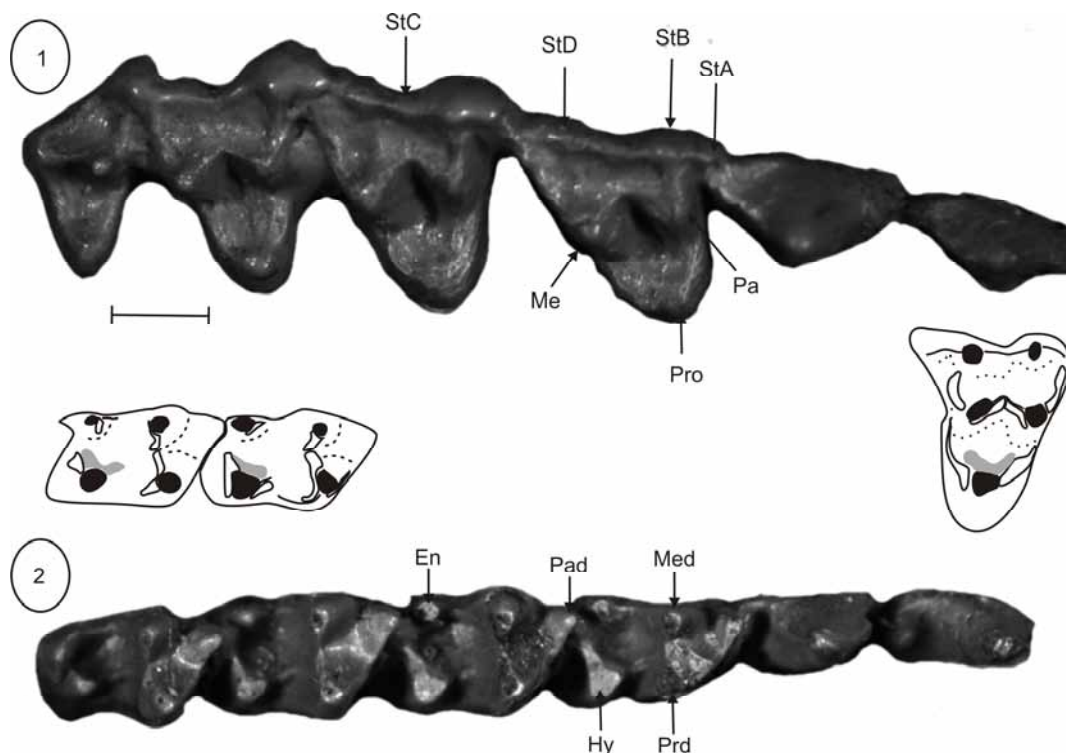


Figura 12.20. *Pucadelphys andinus*. 1. Vista oclusal de los P2-M4 izquierdos (YPFB Pal 6470, calco). 2. Vista oclusal de los p2-m4 izquierdos (YPFB Pal 9109, calco). Los esquemas corresponden a los m2-3 y el M3 de ambos especímenes. Escala: 1 mm.

Los índices morfométricos han resultado en valores característicos de los insectívoros. El relieve entre el trigónido y el talónido es superior a 0.2, el PWA es igual a 70°, los índices de compresión del talónido son cercanos a 0.5 y el valor de LC/LT es superior a 1. Con respecto al tipo de insectos consumidos, las variables morfométricas sugieren que los insectos blandos pueden haber constituido el recurso predilecto de *Pucadelphys andinus* (ver Tabla 11.6).

El análisis del macrodesgaste muestra un notable predominio de la Fase I de corte bucal. Las facetas linguales están bien desarrolladas, alcanzando casi el 30% del desgaste de corte (Tabla 12.20). La fase II alcanza un buen desarrollo y el desgaste apical es elevado. Los premolares inferiores, sobre todo el p3, exhiben desgaste apical lagunar. Los valores de los índices B/L y F1/F2 sugieren el consumo de insectos de dureza intermedia o alta.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI/TAL	ATAL/TRI	LTAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RGA	PWA	
<i>P. andinus</i>	TIU	0.39	70.99	29.01	24.11	75.89	2.44	3.17	0.49	0.56	0.61	2.04	1.37	0.76	70	48.44

Tabla 12.20. Variables de desgaste e índices morfométricos para *Pucadelphys andinus*.

*Pucadelphys* exhibe un conjunto de rasgos morfológicos y de desgaste que sugieren una dieta basada en insectos de consistencia blanda o intermedia (Tipo 1 a 3). Los relieves elevados, la longitud relativa de las crestas y el énfasis en la postmetacrista, sumados a la compresión de los talónidos, son indicativos del procesamiento de insectos blandos. Los valores altos de desgaste apical, las facetas lagunares en el ápice de los premolares y el desarrollo relativo de las facetas de molienda (Fase II) sugieren, por el contrario, la masticación de alimentos más duros y quebradizos. En función de la combinación de rasgos presentes en la dentición de este género, aquí se sugiere una insectivoría de tipo 3, caracterizada por artrópodos de dureza intermedia que requieren de la aplicación de estrés de compresión y de corte para lograr la fragmentación de los mismos, o una dieta basada en proporciones similares de artrópodos con distintos índices de dureza. La masa corporal estimada para *P. andinus* (Tabla 12.20) es consistente con la insectivoría, hallándose ligeramente por encima de la mediana para la categoría de los insectívoros estrictos (Tabla 11.8).

#### ***Mizquedelphys* Marshall y Muizon 1988 (Tiupampense)**

La dentición antemolar de *Mizquedelphys pilpinensis* es conocida sólo por los P3 superiores. Estos son subtriangulares en sección y aproximadamente alcanzan el doble de altura que la serie molar. Los molares superiores tienen un protocono ligeramente comprimido en sentido anteroposterior, los cónulos están presentes y la cuenca del trigono es profunda. Las cúspides son agudas y las crestas angulosas. El metacono es más alto que el paracono, la plataforma estilar está bien desarrollada y forma una cuenca encajonada. Las cúspides estilares están presentes desde la StA hasta la StD. La StB es ligeramente más grande que la StD. La StC de menor tamaño que las anteriores y está dividida en dos cúspulas menores.

La StA ocupa el reborde anterolabial de los molares y está conectada al paracónulo por un débil paracíngulo. Las crestas tienden a equipararse en longitud a partir del M2. En el M1 la postmetacrista es más larga que la preparacrista. La centrocrista es en “V” en todos los molares. No hay dentición inferior conocida para este género.

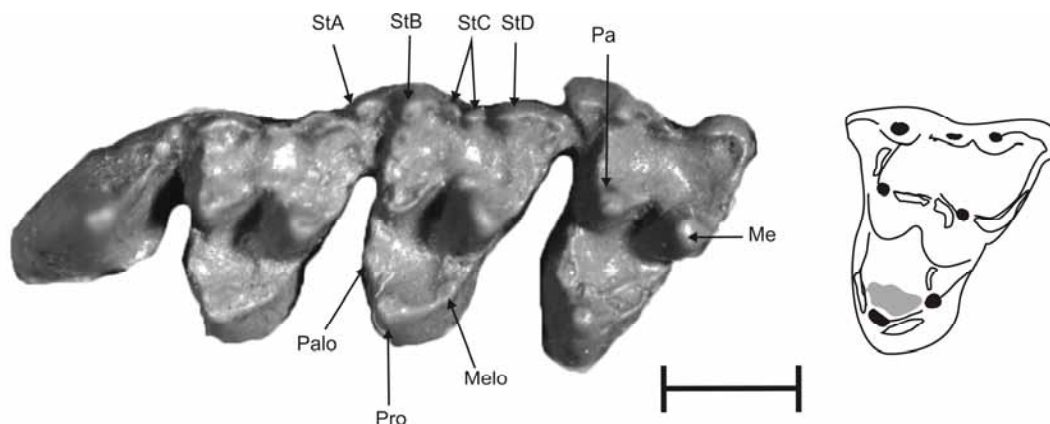


Figura 12.21. *Mizquedelphys pilpinensis*. Vista oclusal de los P4-M3 izquierdos (YPFB Pal 6196, calco) y esquema de facetas del M1. Escala: 1mm.

Las variables de desgaste muestran un predominio de la Fase I de corte con un importante desarrollo de las facetas linguales que superan el 30 % del desgaste de corte (Tabla 12.21). La Fase II está desarrollada y alcanza casi el 25% del desgaste total. El desgaste apical es relativamente bajo. Los valores de los índices B/L y F1/F2 están en el rango de la insectivoría pero la evidencia es insuficiente para precisar el tipo de artrópodos consumidos.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	R TRI/TAL	A TAL/TRI	L TAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RG	PWA	
<i>M. pilpinensis</i>	TIU	0.19	68.52	31.48	24.48	75.52	2.18	3.09	NA	NA	NA	1.31	NA	NA	NA	33.46

Tabla 12.21. Variables de desgaste e índices morfométricos para *Mizquedelphys pilpinensis*.

*Mizquedelphys* reúne los rasgos típicos de un insectívoro. Las cúspides agudas, la elevada longitud relativa de las crestas (que, además, son angulosas), la presencia de cuencas profundas y comprimidas y el desgaste de corte dominando la función masticatoria son evidencia de la predación sobre insectos. La masa corporal estimada para *M. pilpinensis* cae en el rango de la insectivoría localizándose 5 g por debajo de la mediana para esta categoría.

#### *Incadelphys* Marshall y Muizon 1988 (Tiupampense)

La dentición antemolar de *Incadelphys antiquus* se conoce sólo por los P2-3/3. El P3 es el premolar de mayor altura. En todos los casos son dientes de aspecto cortante, comprimidos lateralmente y recurvados anteriormente, de modo que la cresta cortante es cóncava hacia arriba. Los molares superiores de este género se hacen progresivamente más anchos y más cortos desde el M1 hasta el M4. El protocono es amplio en el M1 y se comprime hacia el M4 en sentido anteroposterior. La cuenca del trígono es profunda y los cónulos están reducidos, si bien son distinguibles; no existe paracíngulo. El metacono es

más alto que el paracono, la plataforma estilar es amplia y constituye una cuenca relativamente profunda y encajonada por las cúspides estilares que están fusionadas en la base. El ectoflexo se hace más pronunciado conforme aumenta la compresión posterior de los molares. Las cúspides estilares están alineadas en el M1 y se encuentran todas presentes. La StB es la más grande seguida por la StD. La StC y la StE se reducen y desaparecen a partir del M3 respectivamente. Las crestas son desiguales en longitud. La postmetacrista es casi tres veces más extensa que la preparacrista y la centrocrista es fuertemente en “V”. Los molares inferiores tienen un alto relieve entre el trigónido y el talónido. El protocónido es notablemente más alto que el metacónido y el paracónido y es una cúspide muy aguda. La paracrístida exhibe una muesca profunda. El hipocónido es la cúspide más alta del talónido y el hipoconúlido es más voluminoso que el entocónido. El hipocónido exhibe una marcada crístida oblicua y una notable posthipocrístida. El talónido se hace progresivamente más amplio desde el m1 hacia el m3.

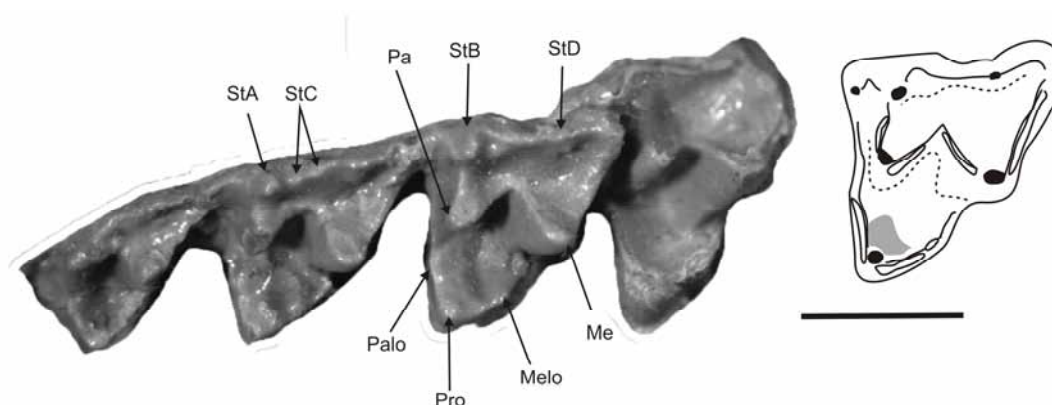


Figura 12.22. *Incadelphys antiquus*. Vista oclusal de los M1-4 derechos (YPFB Pal 6251, calco) y esquema de desgaste del M3.

Los índices morfométricos son consistentes con la insectivoría de insectos blandos. Los relieves superan ampliamente el umbral de 0.2, el valor de PWA es superior a 70°, los talónidos están muy comprimidos tanto en superficie como en longitud, dando valores de los índices menores a 0.5 y las longitudes relativas de las crestas alcanzan valores notablemente superiores a 1.5 (Tabla 12. 22).

		VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							
ESPECIE	SALMA	AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI /TAL	ATL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	MC (g)
<i>I. antiquus</i>	TIU	0.23	75.08	24.92	28.57	71.43	3.01	2.50	0.47	0.57	0.36	2.7	2.35	0.29	77	22.00

Tabla 12.22 Variables de desgaste e índices morfométricos para *Incadelphys antiquus*.

El análisis del macrodesgaste muestra un predominio de la Fase I cuyo componente bucal es muy importante, alcanzando el 75% de desgaste de corte. Las facetas de molienda no superan el 30 % y el desgaste apical es moderado. Los premolares muestran desgaste apical y a lo largo de las crestas. Los índices B/L y F1/F2 muestran valores consistentes con los de un insectívoro que depreda sobre artrópodos blandos.

*Incadelphys* tiene los rasgos típicos de los insectívoros. Desde el punto de vista morfológico y funcional, el notable despliegue de sus crestas cortantes, el gran énfasis en la postmetacrista, la

compresión de los talónidos, los relieves y ángulos elevados en los molares inferiores, sumado al predominio de las facetas bucales de corte en el desgaste molar son consistentes con el procesamiento de insectos blandos. La masa corporal estimada para *I. antiquus* concuerda con esta asignación dietaria (Fig. 11.14). Los 22 g resultantes de la estimación de masa corporal se encuentran por debajo de la mediana para los insectívoros estrictos, aunque dentro del intervalo que contiene al 75 % de los mamíferos insectívoros (Tabla 11.8)

### STERNBERGIIDAE

#### ***Carolopaulocoutoia* Paula Couto 1970 (Itaboraiense)**

Los molares inferiores de *Carolopaulocoutoia itaboraiensis* tienen un gran relieve entre el trigónido y el talónido. Las cúspides son agudas y las crestas cortantes. El talónido es largo y está comprimido lateralmente. La cuenca del talónido es relativamente profunda y el hipocónido es la cúspide más grande. La crístida oblicua es casi paralela al eje antero-posterior y el hipocónido es poco saliente. Las crestas están bien desarrolladas y en el trigónido la paracrístida presenta una fuerte muesca que la divide medialmente. Las cúspides están bien separadas en la base y son de aspecto cónico.

Los índices morfométricos son consistentes con una dieta basada en insectos blandos. Los valores de relieve entre el trigónido y el talónido superan ampliamente el umbral de 0.2, el valor de PWA se halla por arriba de 70°, los talónidos están muy comprimidos tanto en superficie como en longitud con valores de los índices inferiores a 1 y las crestas están bien desarrolladas con el valor de LC/LT equivalente a 1.5.

El análisis del macrodesgaste resulta en un predominio de las facetas bucales de corte (Fase I) muy notorio, con un valor del índice B/L muy elevado; se encuentra en el rango de la insectivoría a base de artrópodos blandos (Tabla 12.23), una dieta también sustentada por el valor de F1/F2. El desgaste apical es muy bajo y las facetas de molienda alcanzan un desarrollo moderado.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI/TAL	ATAL/TRI	LTAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RGA	PWA	
<i>C. itaboraiensis</i>	ITA	0.04	88.64	11.36	23.25	76.75	7.80	3.3	0.51	0.64	0.84	NA	1.51	0.75	74	90.39

Tabla 12.23. Variables de desgaste e índices morfométricos para el género *Carolopaulocoutoia itaboraiensis*.

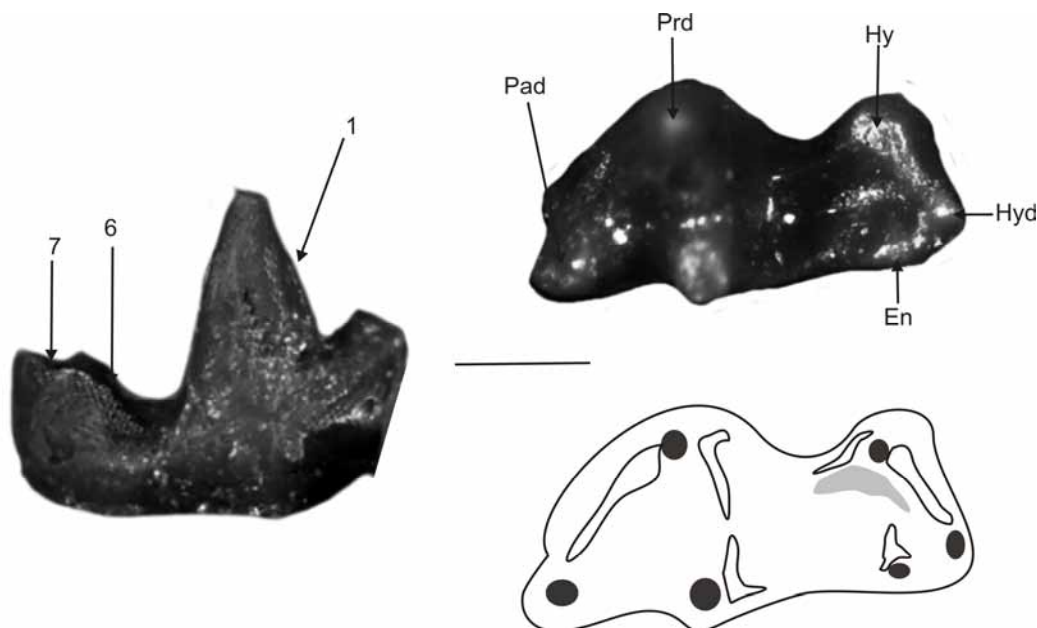


Figura 12.23. *Carolopaulocoutoia itaboraiensis*. Vista labial y oclusal de un m4 (DGM 807-M, calco). Escala: 1 mm.

Los rasgos morfológicos y del desgaste en *Carolopaulocoutoia* son consistentes con una dieta basada en insectos blandos (Tipo 1 o 2). Las crestas están bien desarrolladas y son angulosas, las cuencas comprimidas, los relieves son elevados y los ángulos de inclinación de la pared distal del trigónido elevados. El desgaste está dominado por las facetas de corte bucales y no hay desgaste apical extenso. La masa corporal estimada para *C. itaboraiensis* está en el rango de la insectivoría (Fig. 11.14).

#### ***Itaboraidelphys* Marshall y Muizon 1984 (Itaboraiense)**

La dentición premolar de *Itaboraidelphys camposi* se conoce a partir de un p3, el cual tiene aspecto comprimido en sentido labio lingual, es más alto que la serie molar y porta una hoja cortante en su cara posterior. Los molares superiores tienen todas las cúspides estilares, siendo las StB, StC y StD las más notables; la plataforma estilar está desarrollada en forma moderada. La postmetacrista es más larga que la preparacrista y la centrocrista es en “V”. La cuenca del trigono es poco profunda, el protocono está comprimido labio-lingualmente y el metacónulo está presente pero reducido en tamaño. Los molares inferiores tienen un alto relieve entre el trigónido y el talónido. El protocónido es la cúspide más alta del trigónido, el metacónido y el paracónido tienen altura similar. La cuenca del talónido es amplia, el hipocónido que es la cúspide más voluminosa no es saliente. El entocónido es grande y está comprimido lateralmente y el hipoconúlido se encuentra ubicado posteriormente a este. Las crestas del trigónido tienen muescas prominentes y son equivalentes en longitud a las del talónido.

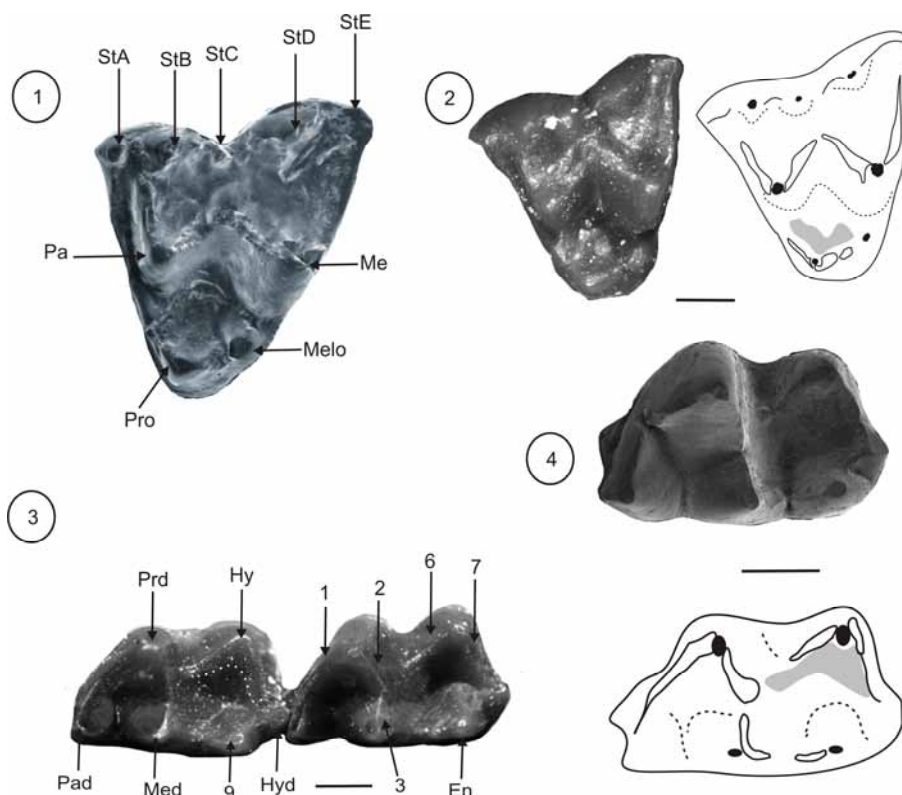


Figura 12.24. 1-3, *Itaboraidelphys camposi*. Vista oclusal de un M2 (MCT 2788-M). 2. Vista oclusal de un M1 derecho (MNRJ 2878a, calco). 3. vista oclusal de los m2-3 derechos (DGM 804-M calco). 4. vista oclusal de un m2 izquierdo (LIEB PV 1064) con su esquema de desgaste (abajo). Escala: 1 mm.

Los índices morfométricos son consistentes con el consumo de insectos blandos. El valor del relieve supera ampliamente el valor crítico de 0.2, el PWA es superior a 70°, los talónidos están fuertemente comprimidos con los valores de los índices inferiores a 1 y las crestas están muy desarrolladas (LC/LT superior a 1.5). Hay un notorio énfasis en la longitud de la postmetacrista.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI / TAL	ATAL / TRI	LTAL / TRI	LPM / LPP	LC / LT	RGA	PWA	
<i>I. camposi</i>	ITA	0.14	82.16	17.84	27.25	72.75	4.61	2.6	0.42	0.6	0.63	2.23	2.09	0.79	84	443.98

Tabla 12.24. Variables de desgaste e índices morfométricos para *Itaboraidelphys camposi*.

Las variables de desgaste indican un claro predominio de las facetas bucales de corte y las facetas de molienda están desarrolladas en forma moderada (Tabla 12.24). El desgaste apical es bajo. Los índices alcanzan valores superiores a 4 (B/L) y superiores a 2 (F1/F2) ambos dentro de los parámetros esperados para un insectívoro.

Los rasgos morfológicos y de desgaste de *Itaboraidelphys camposi* son consistentes con una dieta basada en insectos blandos. El importante desarrollo de las crestas, la compresión de los talónidos, los relieves y ángulos elevados en los molares inferiores y el predominio de las facetas bucales de corte, sumado a la escasez de desgaste apical son los principales fundamentos para esta asignación dietaria. Sin embargo, la masa corporal estimada para *I. camposi* (Tabla 12.24) se encuentra muy por encima de la



mediana para los insectívoros estrictos y relativamente más cerca de la mediana para los insectívoro/frugívoros (Tabla 11.8). En este sentido es probable que *I. camposi* tuviera una dieta mixta basada en insectos blandos primordialmente y en frutos probablemente turgentes que no ofrecieran resistencias iniciales elevadas a la formación de las fracturas.

***Marmosopsis* Paula Couto 1962 (Itaboraiense-fauna de Paso del Sapo)**

Los molares superiores de *Marmosopsis juradoi* se caracterizan por presentar todas las cúspides estilares siendo la StB de mayor tamaño que el resto. El metacono es la cúspide más alta del trigono y el protocono está comprimido antero-posteriormente. Los molares inferiores tienen el talónido más comprimido que el trigónido en sentido labio-lingual, sin embargo no están comprimidos en sentido anteroposterior. El hipocónido no es saliente y es subigual en altura al entocónido. El hipocónulido está restringido a la esquina posterolingual del talónido, muy próximo al entocónido. El protocónido es la cúspide más alta del trigónido y la paracrística tiene una muesca que la divide medialmente. Las crestas son angulosas y las cúspides agudas.

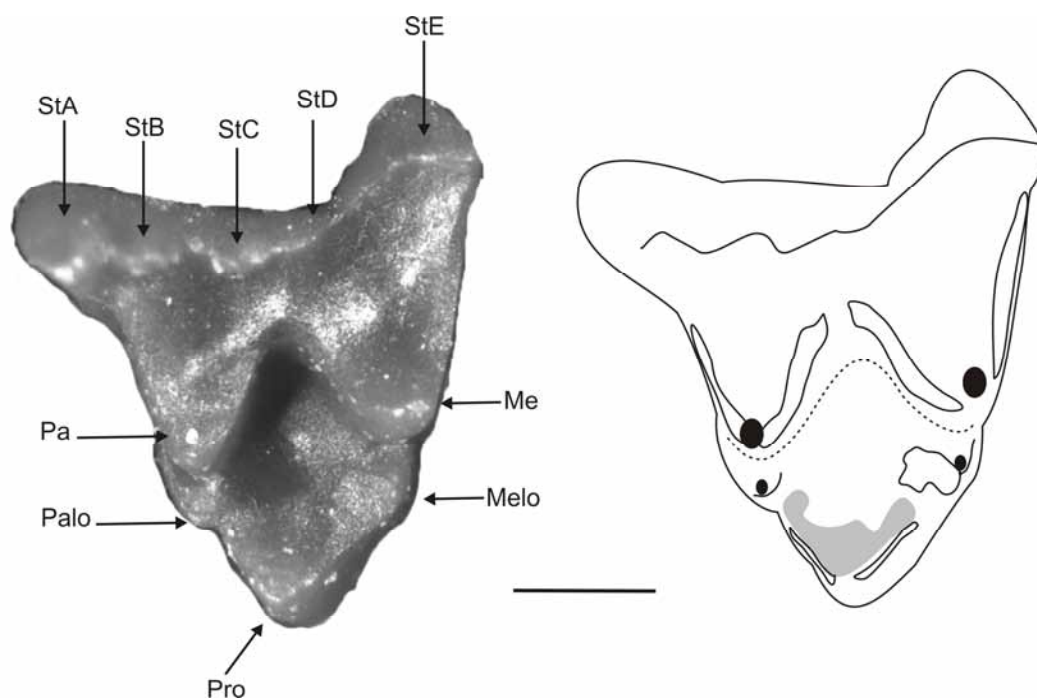


Figura 12.25. *Marmosopsis juradoi*. Vista oclusal de un M1 derecho (DGM 806-M, calco). Escala: 1 mm.

Los índices morfométricos son consistentes con una dieta basada en insectos blandos (ver Tablas 12.25 y 11.6). Los relieves son superiores a 0.2, los PWA están por encima de 70°, los talónidos están muy comprimidos en superficie y ligeramente en longitud con valores de los índices siempre inferiores a 1. La longitud relativa de las crestas es importante con valores de LC/LT superiores a 1.5 y la postmetacrística es casi 1.5 veces más larga que la preparacrística.



El análisis del macrodesgaste muestra un claro predominio de las facetas bucales de corte que en promedio conforman el 80% de la Fase I (Tabla 12.25). Las facetas de molienda se aproximan en promedio al 20% del total y el desgaste apical es bajo. Los valores de los índices B/L y F1/F2 están en el rango de la insectivoría a base de insectos blandos (ver Tabla 11.6).

Las especies de *Marmosopsis* (dos de ellas aun por describir) exhiben la morfología propia de un insectívoro. El notable despliegue de las crestas cortantes, la compresión de los talónidos, los elevados relieves y ángulos en los molares inferiores sugieren un consumo de insectos blandos (Tipo 1 o 2). Estos rasgos son acompañados por desgastes apicales bajos y un importante desarrollo de las facetas bucales de corte. Las masas corporales estimadas son concordantes con la insectivoría hallándose todas las especies dentro del rango delimitado por el primer y el tercer cuartil (Fig. 11.14). Hay una notable diferencia de tamaño entre la especie de Itaboraí (Brasil) y las de Las Flores (Patagonia) siendo estas últimas cinco veces más grandes que la primera.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI/TAL	ATAL/TRI	LTAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RGA	PWA	
<i>M. juradoi</i>	ITA	0.14	80.91	19.09	22.86	77.14	4.24	3.37	0.5	0.5	0.83	1.48	2.29	0.73	86	10.32
<i>M. sp. 1</i>	ITA	0.09	79.96	20.04	21.63	78.37	3.99	3.62	0.4	0.73	1.00	1.46	1.94	1.06	83	53.79
<i>M. sp. 2</i>	ITA	0.15	79.45	20.55	16.4	83.60	3.87	5.09	0.41	0.62	0.78	1.51	1.89	0.83	80	53.69

Tabla 12.25. Variables de desgaste e índices morfométricos para las especies de *Marmosopsis*. (\*) valor de la mediana.

#### FAMILIA INDETERMINADA

##### ***Didelphopsis* (Itaboraiense)**

Los molares superiores de este género tienen un protocono bien desarrollado, una cuenca del trigono amplia con los cónulos pequeños pero distintivos. El metacono es más alto que el paracono, las cúspides estilares están todas presentes siendo la StB y la StD las más grandes. La StC está dividida en tres cúspulas menores. Las cúspides son robustas con las bases infladas y las crestas son redondeadas. El protocono es amplio, la cuenca del trigono poco profunda y los cónulos están desarrollados pero son de tamaño pequeño. Los molares inferiores presentan un bajo relieve entre el trigónido y el talónido. Ambas estructuras tienen una longitud antero-posterior equivalente y un desarrollo de crestas también equivalente. La postprotocrístida es transversal al eje antero-posterior y el trigónido forma un triángulo equilátero en vista oclusal. La paracrístida tiene una muesca que la divide medialmente. El hipocónido es una cúspide grande y globosa, el entocónido es casi del mismo tamaño y tiene aspecto de pared cerrando al talónido por su margen lingual. El hipoconúlido está presente, muy próximo al entocónido y restringido a la esquina postero-lingual del diente.

Los índices morfométricos son consistentes con la insectivoría/frugivoría. Los relieves son inferiores a 0.2, los PWA inferiores a 70°, los talónidos escasamente comprimidos tanto en superficie como en longitud con valores de los índices muy cercanos a 1, los valores de LC/LT están por encima de 1.5 y hay una mayor extensión de la postmetacrística en relación a la preparacrística (Tabla 12.26).

El análisis del macrodesgaste indica un predominio de la Fase I (62.99% en promedio) con una mayor expresión de las facetas bucales (Tabla 12.26). La Fase II, sin embargo alcanza un desarrollo muy importante (37.01% en promedio). La faceta de molienda sobre la cara interna del protocono está asociada además a un desgaste lagunar en el área de la centrocrista. El desgaste apical en las cúspides principales es elevado y también se observa en las cúspides estilares de mayor tamaño (StB y StD). Los valores de B/L son indicativos de insectivoría en base a insectos duros o de frugivoría (ver Tabla 11.6). Los valores de F1/F2 son inferiores a 2 de modo tal que no se contraponen con lo que indica el índice B/L y también sugieren un consumo probable de semillas.

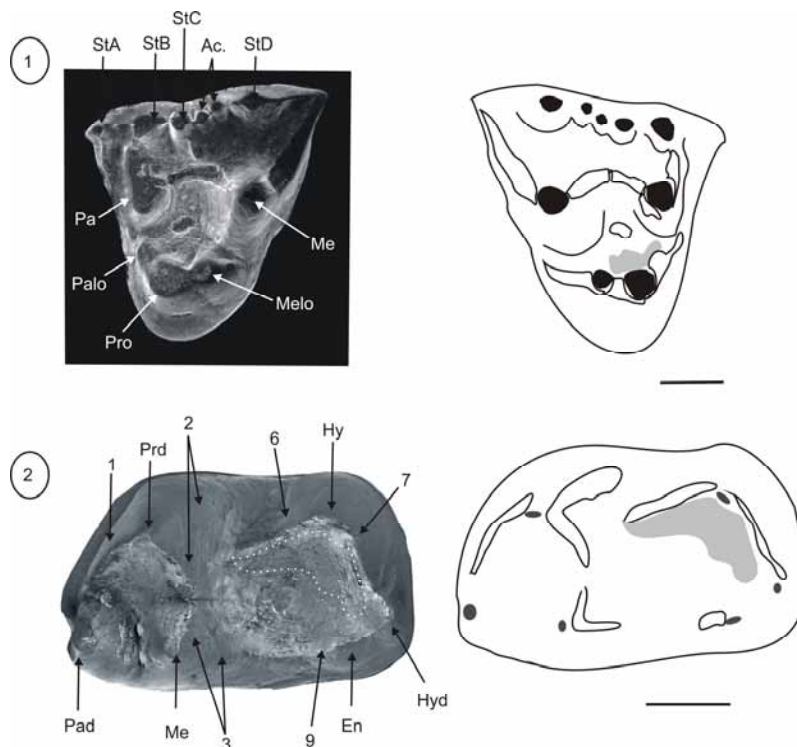


Figura 12.26. *Didelphopsis*. 1. *D. estilaris*. Vista oclusal de un M3 (DGM 642-M). 2. vista oclusal de un m4 (MCT 2773-M). Escala: 1 mm.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI/TAL	ATAL/TRI	LTAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RGA	PWA	
<i>D. cabrerai</i>	ITA	0.35	73.55	26.45	34.58	65.42	2.78	1.89	0.06	0.89	0.95	1.47	1.62	0.96	67	784.76
<i>D. estilaris</i>	ITA	0.43	74.37	25.63	38.90	61.10	2.90	1.57	0.06	0.91	0.91	1.87	2.05	1.01	70	1242.45
<i>D. sp. nov. 1</i>	ITA	0.30	70.63	29.37	37.54	62.46	2.4	1.66	0.1	0.94	0.90	1.64	1.95	0.94	65	1598.83
		0.36	72.85	27.15	37.01	62.99	2.69	1.71	0.07	0.91	0.92	1.66	1.84	0.97	67.33	1242.45*

Tabla 12.26. Variables de desgaste e índices morfométricos para las especies de *Didelphopsis*. (\*) Valor de la mediana.

Los rasgos morfológicos tales como los bajos relieves e inclinaciones de la pared distal del trigónido, la naturaleza redondeada de las cúspides y crestas, la escasa compresión de los talónidos, la baja profundidad de las cuencas y la longitud moderada de las crestas en relación a la longitud del diente son indicativos del procesamiento de materiales turgentes. Sin embargo, el elevado desgaste apical sugiere elevadas fuerzas de compresión durante las etapas iniciales de pinchado y rotura del alimento.

Esto sugiere un procesamiento de materiales duros y quebradizos, como insectos o semillas. Las facetas de molienda están bien desarrolladas en *D. cabrerai* (Tabla 12.26) y esto es consistente con el procesamiento de alimentos turgentes como frutos jugosos. El desgaste de Fase I está dominado por las facetas bucales indicando que la mayor actividad de corte sucede en los estadios iniciales del golpe de poder. Las estimaciones de masa corporal se hallan tanto en el rango de los frugívoros como en el de los insectívoros frugívoros (Fig. 11.14). Hay sin embargo una gran diferencia de tamaños entre *D. cabrerai* y las dos especies restantes, siendo estas últimas notablemente más grandes. Esta diferencia de tamaños puede reflejar una partición del nicho, al menos para las especies simpátricas (*D. cabrerai* y *D. estilaris*). La especie más pequeña puede haber incorporado en su dieta un mayor contenido de insectos duros que su congénere de mayor tamaño debido a las demandas energéticas más elevadas impuestas por su tamaño inferior. Aquí se establece entonces, una dieta insectívora frugívora para *D. cabrerai* y una dieta frugívora para *D. estilaris* y *D. sp. nov. 1*.

## SPARASSODONTA

Este orden de metaterios exhibe una tendencia general hacia la sectorialización progresiva de sus elementos molares, lo cual se traduce en patrones de desgaste en los que progresivamente se incrementan las facetas labiales de corte y disminuyen las linguales y de molienda.

Con respecto al patrón de facetas de desgaste, los Sparassodonta exhiben tres modalidades que están en función del grado de especialización. Los taxones basales como *Patene* exhiben un predominio de las facetas de corte por sobre las de molienda; sin embargo, estas últimas están muy reducidas en relación con el diente tribosfénico generalizado. Las facetas linguales están reducidas con respecto a las labiales y existe una tendencia a la reducción de las mismas conforme se reducen y/o desaparecen el protocono y el talónido. Los Hathlyacinidae exhiben respecto a *Patene* una mayor reducción de las facetas de molienda y las facetas linguales de corte. Aunque muy reducidas, las facetas linguales 3 y 9 y la faceta 10 son un indicio de la funcionalidad, aunque escasa, del protocono como herramienta de corte y molienda. Hay un énfasis en las facetas labiales de corte que se debe fundamentalmente a la extensión de la faceta 1 como consecuencia del alargamiento del par postmetacrista/preprotocrístida. En algunas especies pueden observarse las facetas labiales 6 y 7 aunque muy reducidas pero que, sin embargo, se observan con mayor claridad en las crestas del hipocónido en los molares inferiores. Los esparosodontes más especializados de la superfamilia Borhyaenoidea exhiben una reducción extrema y/o pérdida de las facetas de molienda y las linguales de corte. En aquellas especies que tienen un protocono vestigial, éste no muestra facetas de ningún tipo indicando que ha perdido por completo su funcionalidad original. La

Fase I está dominada por la faceta 1 que se extiende a lo largo de la postmetacrista y preprotocrístida constituyendo en algunos casos la única faceta del diente (e.g. *Arminhieringia*).

Las distintas modalidades de desgaste implican diferentes movimientos masticatorios para cada agrupamiento. La tendencia general es hacia el incremento de la Fase I labial y hacia la reducción y/o desaparición de la Fase II. Los géneros basales exhiben el patrón de movimientos de una dentición tribosfénica generalizada, pero con los vectores linguales ligeramente reducidos durante la Fase I. Las mayores fuerzas de corte deben aplicarse durante la formación de las facetas labiales que están más desarrolladas y hay escasa actividad compresiva sobre la cuenca del trígono, como lo evidencia el escaso desarrollo de la Fase II. En los taxones intermedios esta tendencia se acentúa y los movimientos linguales se reducen aún más durante la etapa rítmica (Fases I y II). En los grupos más especializados, los movimientos linguales han desaparecido casi por completo y esto restringe el movimiento de la mandíbula durante la etapa rítmica a las componentes vertical y anterior. A nivel de orden, la tendencia hacia la verticalización de los movimientos mandibulares se correlaciona con las transformaciones morfológicas que conducen a la configuración de una dentición sectorial (desaparición de la plataforma estilar, desaparición del ectoflexo, reducción y desaparición del protocono y el paracono, mayor alineamiento de la postmetacrista con el eje sagital y todos los correlatos morfológicos en los molares inferiores).

Aunque las facetas de atrición pueden reconocerse en los molares de algunos esparasontes, el análisis cuantitativo de las mismas no es informativo acerca de la variabilidad trófica existente dentro del grupo. A modo de ejemplo, en los miembros de la superfamilia Borhyaenoidea, las facetas de desgaste linguales han desaparecido y también las correspondientes a la Fase II. En tal sentido, los índices F1/F2 y B/L tienden a infinito y por lo tanto no son útiles para determinar particiones menores dentro del nicho de los carnívoros. Los índices morfométricos por el contrario, permiten clasificar a los carnívoros en las cuatro categorías evaluadas en el Capítulo 11. A continuación se exponen los resultados del análisis ecomorfológico para los Sparassodonta del Paleógeno sudamericano.

#### TAXONES INCERTAE SEDIS

***Allqokirus*** Marshall y Muizon 1988 (Tiupampense)

Los molares superiores de *Allqokirus australis*, única especie hasta ahora reconocida para el género, tienen los protoconos muy comprimidos en sentido antero-posterior, los cónulos son pequeños, el metacono es más alto que el paracono y las cúspides estilares StA, StB y StD son las únicas desarrolladas. La StB es grande y voluminosa y la StD está comprimida labialmente. Las crestas están

bien desarrolladas, siendo la centrocrista recta y teniendo la postmetacrista una muesca que la divide medialmente. La preparacrista es recta y se extiende hasta la base de la StB. La plataforma estilar es amplia y ectoflexo está bien marcado. Los molares inferiores exhiben un protocónido muy alto de aspecto subtriangular en vista oclusal. El paracónido y el metacónido son de alturas similares. El trigónido es más ancho que el talónido, el cual es comprimido labio-lingualmente. La paracrística tiene una fuerte muesca que la divide medialmente. El relieve entre el trigónido y el talónido es muy amplio. La cuenca del talónido es poco profunda.

Las variables morfométricas son todas consistentes con la faunivoría. Los relieves son superiores a 0.2, el valor de PWA es casi equivalente a 70°, los valores de compresión de los talónidos son inferiores a 1 tanto en longitud como superficie y el valor de LC/LT es superior a 1. El análisis de macrodesgaste indica un predominio de la actividad de corte que queda establecido en los valores elevados de uso de Fase I (Tabla 12.27). La fase bucal domina claramente la actividad de corte representando casi el 90% del desgaste de la Fase I. El desgaste apical es moderado. Los índices B/L y F1/F2 alcanzan valores muy elevados, los que superan ampliamente el mínimo para los faunívoros (Tabla 11.6).

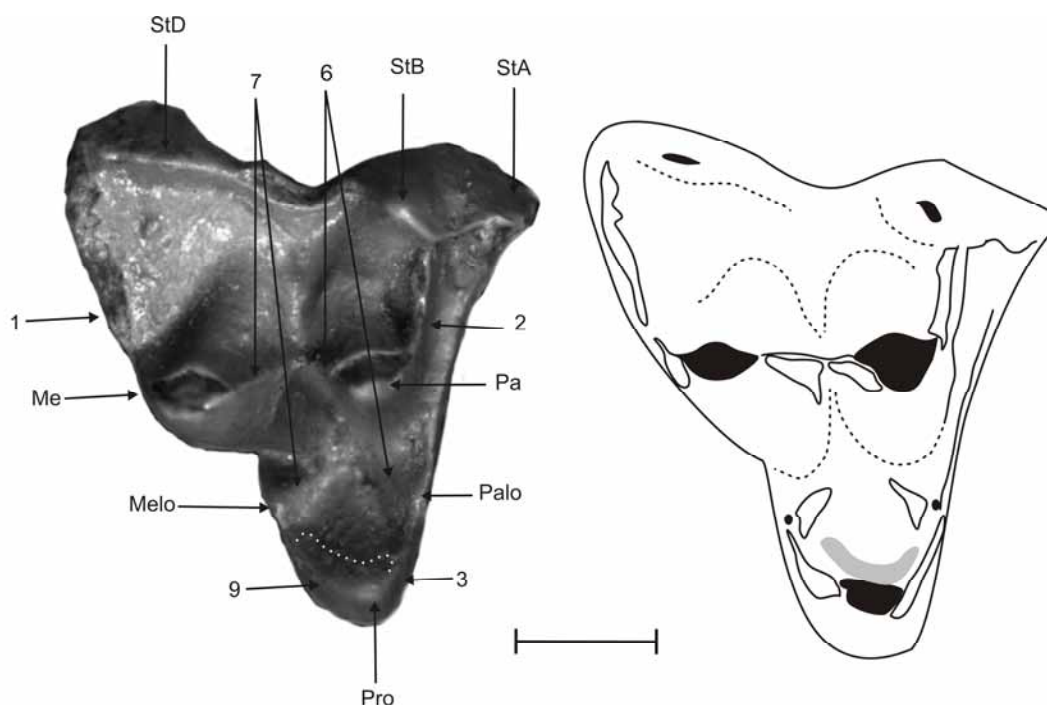


Figura 12.27. *Allqokirus Australis*. Izquierda, vista oclusal de un M3 derecho (YPFB Pal 6104, calco) con la nomenclatura cuspidal. Derecha. Esquema de facetas del mismo espécimen. Escala: 1 mm.

Los rasgos morfológicos antes mencionados y el desgaste molar son consistentes con el procesamiento de alimentos blandos y resistentes, tales como el músculo de los vertebrados. *Allqokirus* muestra valores excepcionalmente bajos para los índices de compresión del talónido, en comparación al resto de los “Ameridelphia”. Adicionalmente, el alargamiento de la postmetacrista en relación a la preparacrista, los relieves muy elevados en los molares inferiores y el uso intensivo de la Fase I bucal

son rasgos característicos de los faunívoros. La masa corporal estimada es consistente con una dieta faunívora para *A. australis* (Fig. 11.14).

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI/TAL	ATAL/TRI	LTAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RGA	PWA	
<i>A. australis</i>	TIU	0.21	89.51	10.49	14.81	85.19	8.53	5.75	0.43	0.42	0.59	2.81	1.25	0.62	69	257.5

Tabla 12.27. Variables de desgaste e índices morfométricos para *Allqokirus australis*.

### *Argyrolestes* Ameghino 1902 (Barranquense)

Este género incluye una única especie, *A. peralestinus*, conocida por un molar superior aislado y roto (MACN 10331), espécimen que se encuentra perdido. La descripción de Simpson (1948) indica que el metacono era grande y el paracono pequeño pero distintivo. El diente estaba roto en la porción lingual, de modo que el protocono no era visible; sin embargo, el autor infiere que el mismo estaba presente. Marshall (1978) sugiere que se trata de la dentición superior de *Nemolestes spalacotherinus* que se analiza más abajo.

### *Procladosictis* Ameghino 1902 (Mustersense)

Este género es también monoespecífico (*P. anomala*) y es conocido por un maxilar derecho con los P3-M3 completos. El P3 es simple, con una cresta posterior cortante y está implantado oblicuamente. Los molares superiores tienen el protocono pequeño pero distintivo. El paracono y el metacono confluyen por la base. El paracono es más pequeño que el metacono y disminuye su tamaño desde el M1 hasta el M3 en el cual es vestigial. El metacono aumenta de tamaño hacia atrás en la serie. El ectoflexo es recto en el M1 y se agudiza posteriormente constituyendo una verdadera muesca en el M3. La postmetacrista es más grande que la preparacrista (LPM/LPP= 2.47) y la centrocrista es recta. El valor de RGA (0.29) para esta especie fue estimado en función de las distancias entre M2-M3 ya que se carece de dentición inferior (Ver Métodos). La masa corporal estimada para *P. anomala* es 8.9 kg.

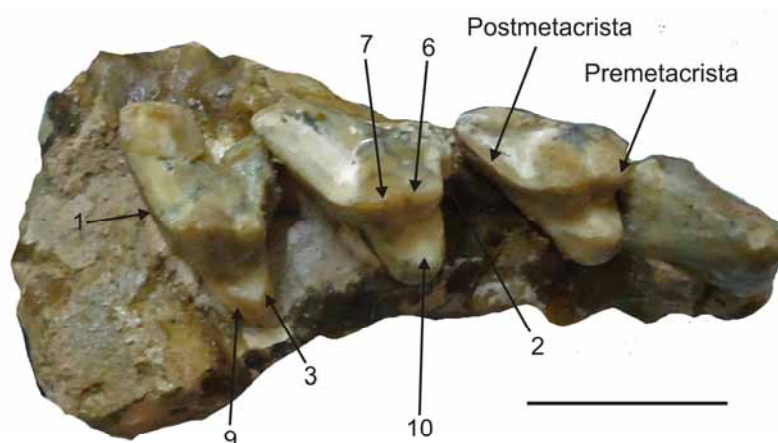


Figura 12.28. *Procladosictis anomala*. Vista oclusal de los P3-M3 izquierdos (MACN 10327). Escala: 10 mm.

La dentición de *Procladosictis* está adaptada casi exclusivamente para la actividad de corte de materiales blandos y resistentes, con moderadas resistencias iniciales a la fractura y bajos índices de fragmentación. En función del valor estimado para RGA ( $<0.5$ ) se establece una dieta hipercarnívora para *P. anomala*, la cual es consistente con su morfología general y su masa corporal estimada, la que se encuentra en el intervalo delimitado por el primer y tercer cuartil en la distribución de tamaños de los carnívoros estrictos (Fig. 11.14).

### TAXONES BASALES

#### ***Patene* Simpson 1935 (Itaboraiense-Mustersense)**

Los molares de las especies de este género son muy generalizados en relación a los restantes esparasodontes. Los molares superiores tienen el protocono grande y comprimido en sentido antero-posterior. El paracono está presente y bien separado del metacono aunque de menor tamaño que éste último. La cuenca del trigono es reducida y poco profunda. El paracónulo y el metacónulo están presentes pero son vestigiales. La postmetacrista es notablemente más larga que la preparacrista y aumenta desde el M1 hasta el M3 conforme se incrementa la proyección del área metastilar hacia la esquina postero-labial del diente. La centrocrista es recta. Los molares inferiores tienen un enorme relieve entre el trigónido y el talónido ( $\text{Rel Tri/Tal}=0.86$ ; *P. simpsoni*), este último está comprimido en sentido antero-posterior. El protocónido es la cúspide más alta del trigónido y le siguen en orden decreciente el metacónido y el paracónido. Las cúspides del trigónido se disponen formando un triángulo y son cónicas en sección. El ángulo de la pared distal del trigónido varía entre  $88^\circ$  (*P. simpsoni*) y  $85^\circ$  (*P. campbelli*). La paracrístida exhibe una profunda muesca en su porción medial. En el talónido las tres cúspides están presentes (Tipo 3). El hipocónido es la de mayor tamaño, no es saliente y la crístida oblicua es corta y casi paralela al eje antero-posterior.

ESPECIE	SALMA	RGA	PS	RPS	Ltrig/Lmc	Lp/Lmc	LPM/LPP	LC/LT	MC (kg)
<i>P. coluapiensis</i>	ITA	NA	NA	NA	NA	NA	1.74	1.82	3602.26
<i>P. simpsoni</i>	ITA	0.53	NA	NA	0.72	NA	1.77	1.95	1274.6
<i>P. campbelli</i>	MUS	0.5	NA	NA	0.67	NA	NA	1.78	1068.49
PROMEDIO		0.59			0.70		1.76	1.85	1274.60*

Tabla 12.29. Índices morfométricos para las especies del género *Patene*. (\*) valor de la mediana.

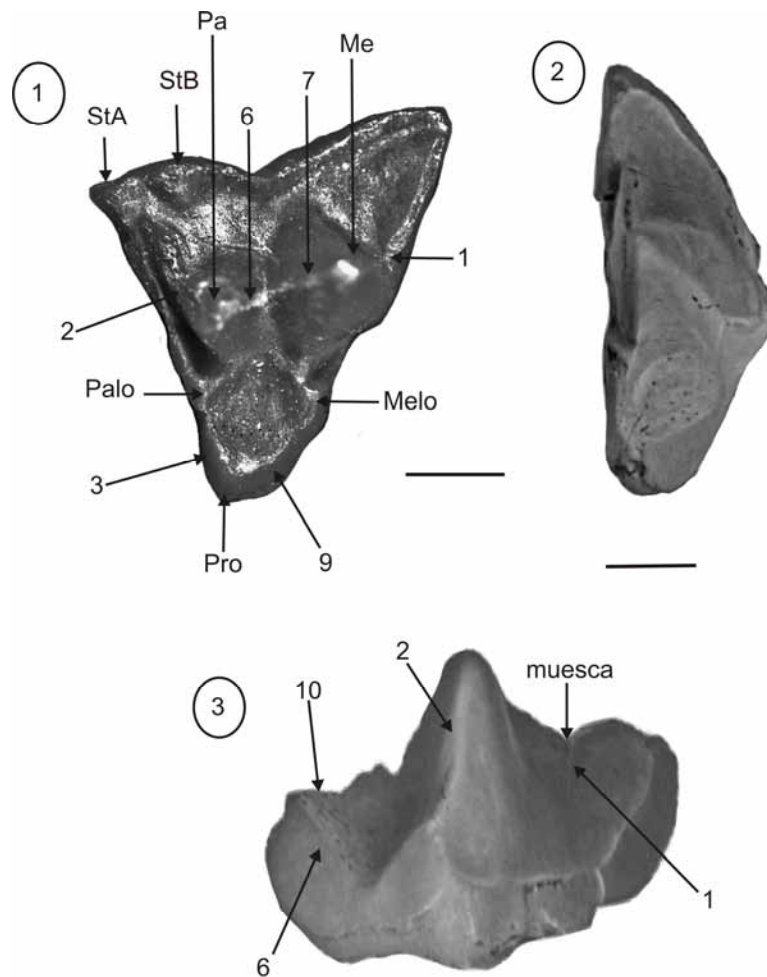


Figura 12.29. *Patene*. 1. *P. coluapiensis*. Vista oclusal de un M2 (AMNH 28484, calco). 2-3. *P. campbelli*. vista oclusal de un m4 (LACM 140628). Escala: 1 mm.

Los valores de RGA son superiores a 0.5, de modo que indican una dieta mesocarnívora para *Patene* (Tabla 12.29). Esta hipótesis está sustentada además por la posesión de un talónido de tipo 3, los elevados valores de inclinación de la pared distal del trigónido y los elevados valores para la relación postmetacrista/preparacrista, los que refuerzan esta hipótesis dietaria. Los valores de masa corporal son consistentes con esta asignación dietaria, encontrándose las tres especies por encima del valor del primer cuartil en la distribución de carnívoros estrictos y carnívoros insectívoros o viceversa (Tabla 11.8).

#### *Nemolestes* Ameghino 1902 (Itaboraiense-fauna de Paso del Sapo)

Los molares inferiores de *Nemolestes* sp. tienen el trigónido bien desarrollado, el protocónido es la cúspide de mayor tamaño y están presentes el paracónido y el metacónido, este último reducido en tamaño. El talónido porta una sola cúspide y es muy comprimido (Tipo 2). Los valores de las medidas dentarias y de los índices morfométricos están basados en el espécimen de MNRJ 1- 344V asignado tentativamente a *Nemolestes* sp. por Marshall (1978). El valor de RGA es igual 0.30; el valor del índice



Relieve Tri/Tal es igual a 0.67 y la inclinación de la pared distal del trigónido es de  $81^\circ$ . El tamaño corporal estimado para *Nemolestes sp.* es de 6.5 kg.

En base a los valores de los índices y variables morfométricas se establecen hábitos de pequeño hipercarnívoro para el género *Nemolestes*.

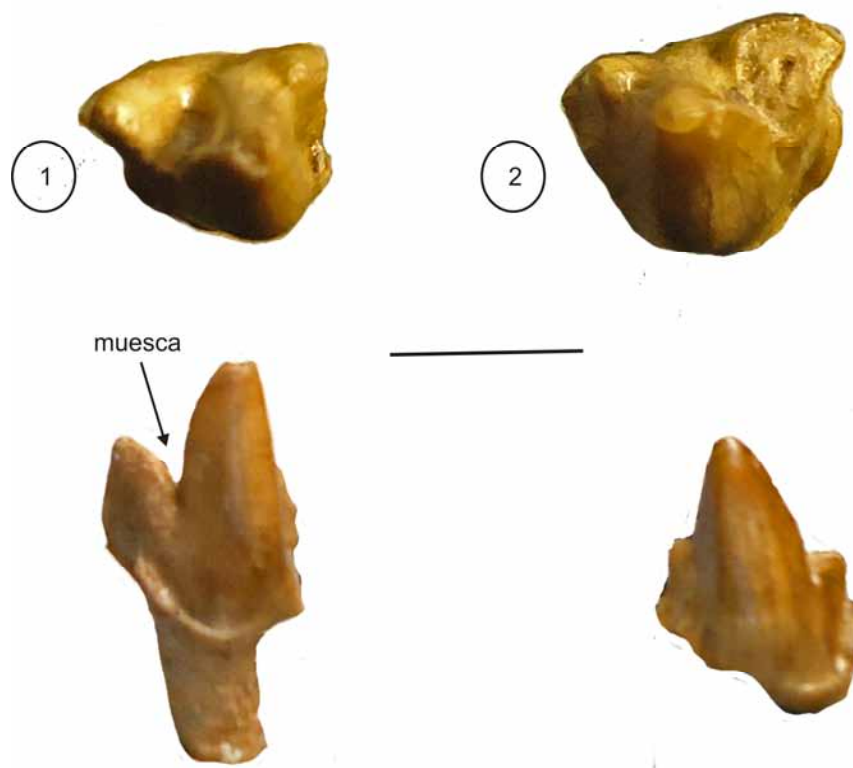


Figura 12.30. *Nemolestes spalacotherinus*. vista oclusal y lateral de los trigónidos de dos molares inferiores (MACN 10330). Escala: 10 mm.

#### HATLHIACYNIDAE

##### **Hatthiacynidae sp. indet.** (Tinguiririquense)

Esta especie indeterminada está representada por un molar superior aislado, probablemente un M1 derecho. Este diente tiene la plataforma estilar reducida, un ectoflexo muy superficial, una StB de tamaño mediano que se halla pegada al paracono. La StC está ausente y la StD es pequeña y comprimida lateralmente. El paracono es más pequeño que el metacono y la postmetacrista está bien desarrollada y es mucho más larga que la preparacrista ( $LPM/LPP = 4.67$ ). Aunque este es un valor elevado hay que tener en cuenta que se trata del M1 un locus molar que tiene una reducción muy abrupta de la preparacrista. En los M2-3 de los restantes Hatthiacynidae la razón entre la longitud de ambas crestas disminuye hacia el M3.

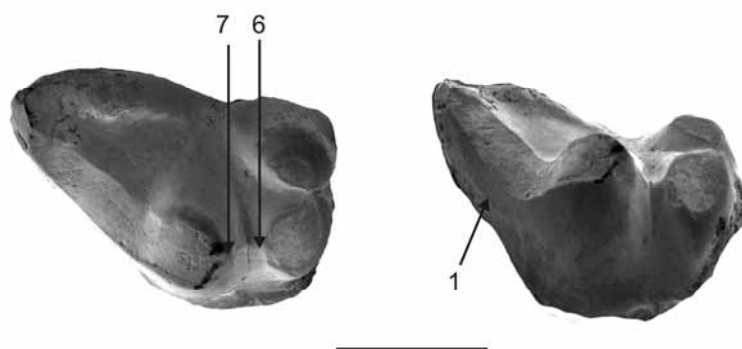


Figura 12.31. *Hathliacynidae*, *sp. indet*; vista oclusal (izquierda) y lingual de un molar superior aislado (LIEB PV 4345). Escala: 2 mm.

El tamaño corporal estimado para esta especie es de 1,9 kg. El índice RGA no puede calcularse ya que el espécimen es un molar superior aislado. Sin embargo, es probable que, dada la reducción del talónido que ocurre en todos los hatliacínidos, el valor de este índice se encuentre en el rango de los hipercarnívoros. En tal sentido, esta especie es considerada un hipercarnívoro de tamaño pequeño.

#### ***Sallacyon* (Deseadense)**

Este género es conocido por un espécimen con parte de la dentición superior (alvéolo del P3 y M1-M4 parcialmente conservados) en avanzado grado de desgaste. Los M1-3 son más largos que anchos y tienen los ectoflexos poco profundos. El protocono está comprimido en sentido antero-posterior y los para y metacono están muy juntos y fusionados en la base. La centrocrista es recta, la preparacrista es poco evidente aunque en el M3 se observa que es mucho más corta que la postmetacrista ( $LPM/LPP = 2.17$ ). El M4 está reducido tanto en largo como ancho en relación a los restantes molares.

La masa corporal estimada para *S. hoffstetteri* es 3.0 kg. Los hábitos inferidos para esta especie son los de un pequeño hipercarnívoro. Aunque no se puede establecer el valor de RGA, la gran compresión antero-posterior del protocono sumada a la gran extensión de la postmetacrista sugieren una importante compresión del talónido en relación al trigónido en los molares inferiores.

#### ***Notogale* Loomis 1914 (Deseadense)**

La dentición antemolar de este género presenta los premolares separados de los caninos por pequeñas diastemas, tanto en la serie superior como la inferior. Los premolares están orientados sobre el mismo eje que la serie molar. Los molares superiores tienen el protocono bien desarrollado, el paracono y metacono fusionados por la base siendo el metacono la cúspide más alta. La plataforma estilar está ausente, el ectoflexo es superficial, la centrocrista recta y la postmetacrista es más larga que la preparacrista ( $LPM/LPP = 1.9$ ). Los molares inferiores tienen los talónidos tipo 3, más estrechos que los trigónidos con las tres cúspides presentes. La cuenca del talónido es muy pequeña y superficial ( $RGA = 0.34$ ). El ángulo de la pared distal del trigónido es  $87^\circ$ . El índice  $Ltrig/Lmc = 0.86$ .

El espécimen MACN 52-368 es un dentario con los m2-3 muy fragmentarios. La masa corporal estimada para *Notogale mitis* es de 3.4 kg. Los valores de RGA ( $<0.5$ ; véase la Tabla 11.12) indican que *Notogale* fue un hipercarnívoro de tamaño pequeño.

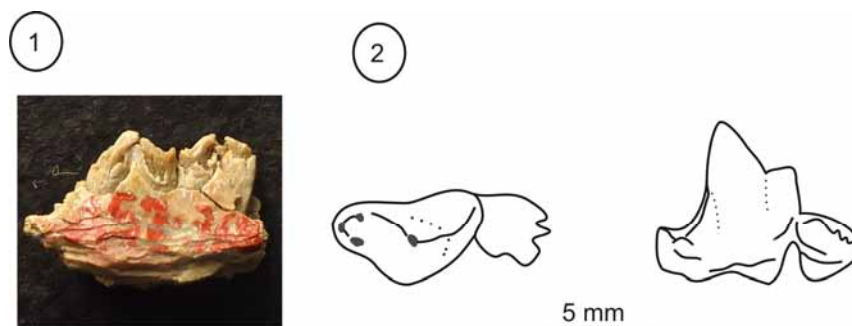


Figura 12.32. *Notogale mitis*. 1. Vista labial del espécimen tipo (MACN A 52368). 2. vista oclusal de un m4 completo (PU 21867) (redibujado de Marshall 1978).

### PROBORHYAENIDAE

*Callistoe* Babot, Powell y Muizon 2002 (Barranquense)

*Callistoe vincei* está representado por un esqueleto casi completo. El cráneo y la mandíbula han preservado la dentición pero en un grado avanzado de desgaste y de notable deterioro. La profundidad de la rama mandibular es mayor debajo de la junta m3-m4 que debajo del premolar más grande (p3). La fórmula dental es 4/3, C1/1, P3/3 y M4/4. Los incisivos están apiñados y no hay una disposición transversal de los mismos. Los I2 se encuentran por delante de los I1e I3. Los caninos son de crecimiento continuo y tienen surcos y costillas en su superficie. Son de sección ovalada y se implantan de manera vertical y están curvados. Los premolares se incrementan en tamaño hacia atrás y los P3 son notablemente más grandes que los demás. Los molares superiores tienen la postmetacrista en forma de U y la misma puede observarse también en el M4. Los molares inferiores tienen un pequeño cingúlido anterobasal, tienen el paracónido reducido, el protocónido grande y robusto y presentan talónido. Este último está constituido por una sola cúspide de posición medial en la base del protocónido (Tipo 1).

ESPECIE	SALMA	RGA	PS	RPS	Ltrig/Lmc	Lp/Lmc	Log(PD)	Log <sub>e</sub> (PD)	MC (kg)
<i>C. vincei</i>	BAR	0.32	0.53	1.58	0.88	0.5	1.68	1.34	23.2

Tabla 12.33. Índices morfométricos para *Callistoe vincei*.

Este género reúne todas las características de un hipercarnívoro de tamaño grande (Tabla 12.33): talónidos reducidos, con una cúspide central sin formar una cuenca,  $RGA \leq 0.5$ ;  $PS \leq 0.58$  y  $RPS \leq 2.6$ . Estos valores son similares a los de cánidos hipercarnívoros no-carroñeros (Tabla 11.2). El diente carnicero es más largo que el premolar y es además un diente completamente sectorial como lo demuestran los índices Lp3/Lmc y Ltrig/Lmc respectivamente. El índice Ltrig/Lmc se halla en el rango

de los hipercarnívoros, ligeramente por debajo de 0.9, mientras que el  $Lp/Lmc$  se halla en el rango de los mesocarnívoros.

Las características de la rama mandibular, con su máxima amplitud debajo del m4 sugieren que esta región de la mandíbula soporta las cargas máximas durante el golpe de poder. Notablemente, el valor del logaritmo de la profundidad del dentario ( $\log(PD)$ ) supera al valor esperado ( $\log_e(PD)$ ) en función de la masa corporal; esta es una condición común a los quebrantahuesos. Todos los rasgos antes mencionados, a excepción de este último valor, son similares a los observados en mamíferos adaptados a procesar exclusivamente músculo de vertebrados.

### ***Proborhyaena* Ameghino 1897 (Deseadense)**

Este género monoespecífico incluye al metaterio sudamericano más grande conocido, *P. gigantea*. Uno de los rasgos más notorios de la especie es la gran robustez del cuerpo mandibular. Este género tiene altura equivalente del dentario tanto a debajo del molar carnicero como del canino. La sínfisis mandibular está fusionada y se extiende hasta la junta p3-m1. Los caninos superiores hipertrofiados están implantados verticalmente y exhiben surcos y costillas en la superficie. Los surcos anterolingual y posterolabial coinciden con aquellos de los caninos inferiores. Los molares superiores tienen un ectoflexo bien notorio en los M3 y débil en los M2. El protocono está reducido a un simple engrosamiento lingual y no es funcional. El paracono está reducido y el metacono es grande. La postmetacrista es muy larga siendo la característica más conspicua de los molares superiores. Los caninos inferiores están implantados verticalmente y tienen una gran faceta de desgaste postero-labial que presenta innumerables estriaciones direccionales y puntuaciones. Dichas estriaciones forman un ángulo de 67.32 ° con el eje anteroposterior. Adicionalmente se evidencia una faceta más pequeña, anterolingual, en los caninos inferiores que carece de estriaciones. La presencia de esta faceta, que se ubica muy cerca del ápice del canino, sugiere que al menos un par de incisivos superiores tenían aspecto caniniforme, tal como sucede en algunos Carnivora vivientes (Fig. 12.34). Los premolares incrementan su tamaño posteriormente y están implantados de manera oblicua. Los p1-2 son unicuspidados y reducidos en tamaño. El p3 es de gran tamaño, tiene un pequeño talónido y carece de cresta cortante posterior. El ápice de todos los premolares exhibe desgaste lagunar plano. Los molares incrementan su tamaño posteriormente y son más largos que anchos. Los talónidos están reducidos a una única cúspide que se hace vestigial hacia atrás en la serie (Tipo 1). Tanto el protocónido como el paracónido aumentan de tamaño desde el m1 hasta el m4. El metacónido está reducido y sólo se observa en los m2-3 sobre el borde postero-lingual del protocónido. Los valores de los índices morfométricos y de masa corporal se detallan en la siguiente tabla.

ESPECIE	SALMA	RGA	PS	RPS	Ltrig/Lmc	Lp/Lmc	Log(JD)	Log <sub>e</sub> (JD)	MC (kg)
<i>P. gigantea</i>	DES	0.28	0.6	2.13	0.60	0.88	1.81	1.57	93.0

Tabla 12.34. Índices morfométricos para *Proborhyaena gigantea*.

*Proborhyaena gigantea* es sin dudas un hipercarnívoro, como lo demuestra el valor del índice RGA. La especie presenta, además, una combinación de características que permiten suponer hábitos de carroñero quebrantahuesos. La mandíbula tiene una sínfisis fuerte que se extiende hasta los p3-m1, es homogéneamente robusta y no hay una diferencia abrupta en la profundidad de la rama mandibular debajo del m1 y debajo del m4. En los carnívoros comedores de músculo, la porción anterior de la mandíbula es mucho menos profunda en relación a la profundidad a la altura del diente carnívoro. El valor del logaritmo de la altura del dentario debajo del m4 es superior al esperado en función de la masa corporal (ver Fig. 11.6). Sugestivamente, los valores de profundidad del dentario son muy similares a los de *Pachycrocuta brevirostris*, una hiena gigante extinta, del Pleistoceno temprano, registrada en Africa, Asia y Europa. Los premolares tienen reducidas las cúspides accesorias y el p3, el mayor premolar de la serie inferior, es cónico en sección y de aspecto robusto. La cúspide principal del p3 es larga y ancha. El valor de PS (0.6) se encuentra en el rango de los hipercarnívoros quebranta huesos vivos (Tabla 11.12) y es similar al de algunos quebrantahuesos extintos como *Pachycrocuta brevirostris* (PS= 0.62), *Hyenodon brevirostris* (PS=0.54) y *Borophagus diversidens* (PS= 0.73). Los valores de RPS de *P. gigantea* son intermedios entre aquellos de las especies quebrantahuesos y las consumidoras de músculo (Tabla 11.12). Notablemente, el valor de Lp/Lmc se encuentra en el rango de los hipercarnívoros quebrantahuesos (> 0.7; Tabla 11.12).

El valor de Ltrig/Lmc se encuentra fuera del rango para quebrantahuesos vivos; sin embargo, otros quebranta huesos fósiles (*P. brevirostris*) exhiben valores notablemente similares a *P. gigantea* (0.62 y 0.6 respectivamente). Algunos rasgos morfológicos, como la presencia de caninos superiores hipertrofiados (macairodontes) y el notable desarrollo de la postmetacrista típicos de los carnívoros depredadores, sugieren la capacidad de masticar músculo y consecuentemente cierta habilidad de cazar activamente.

En base a las características antes mencionadas y al enorme tamaño de *P. gigantea* (93.0 kg) aquí se considera que esta especie fue probablemente un hipercarnívoro quebrantahuesos (*bone-cracking*) con alguna habilidad para preda activamente, tal como lo hacen las hienas actuales del género *Crocuta*.

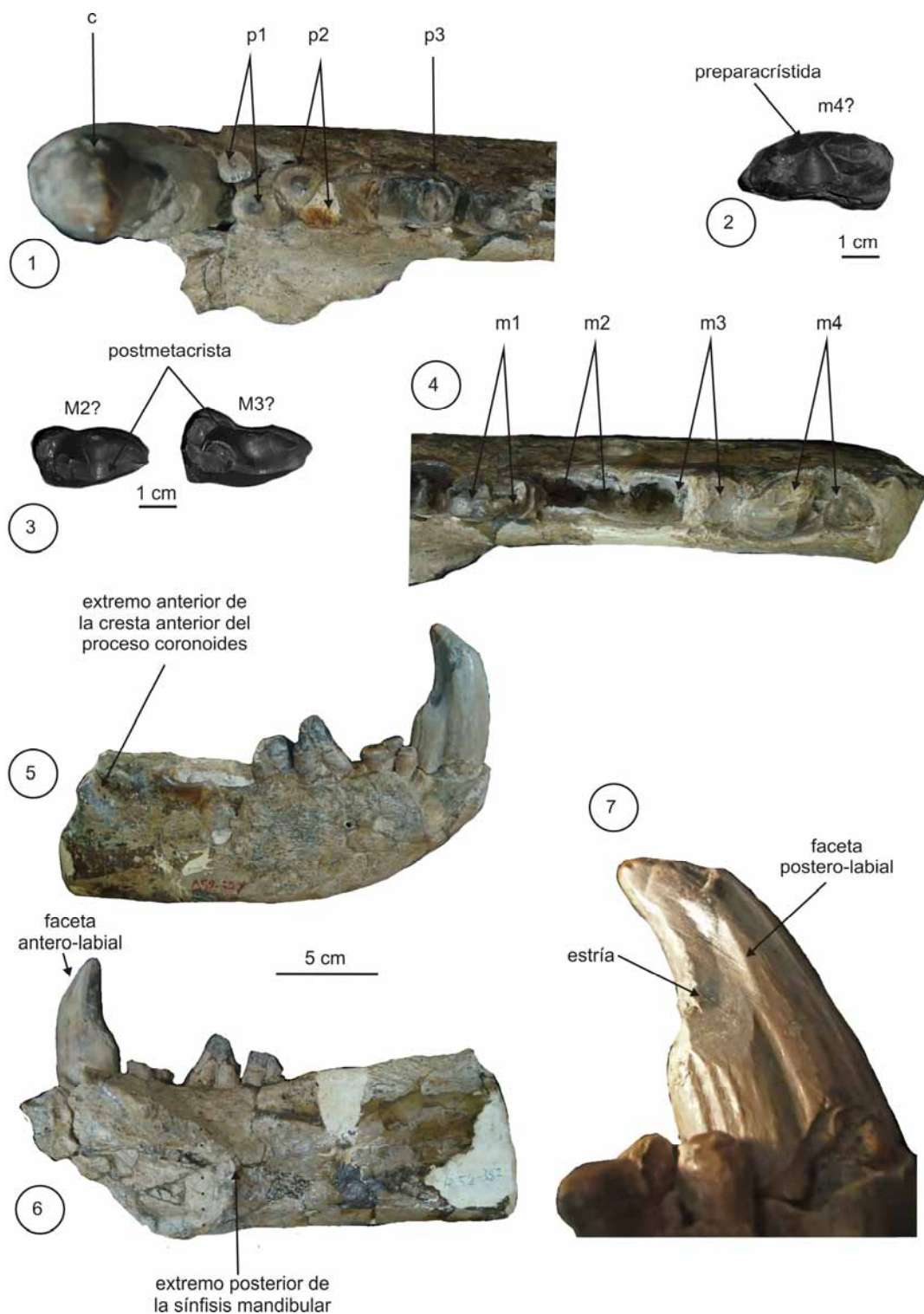


Figura 12.34. *Proborhyaena gigantea*. 1. Vista oclusal de la porción anterior de la rama mandibular. 2. vista oclusal de un m4? aislado (AMNH 29576a). 3. Vista oclusal de los M2 y M3 aislados (AMNH 29576 b y c). 4. Vista oclusal de la porción posterior de la serie molar con los alveólos y parte de los elementos dentarios. 5 y 6. Vista labial y lingual de un fragmento mandibular con los c-m4. 7. Vista ampliada de la faceta posterolabial del canino con las estrías direccionales (todas las fotografías excepto los molares aislados pertenecen al espécimen MACN A 52382).

***Paraborhyaena* Hoffstetter and Petter 1982 (Deseadense)**

*Paraborhyaena boliviana* está representada por dos especímenes con la dentición muy deteriorada. La descripción que sigue está basada en las descripciones de Hoffstetter y Petter (1983). El cráneo es braquicéfalo y la mandíbula tiene la sínfisis fusionada. La fórmula dentaria es I4/?, C1/1, P3/3, M4/4. Los incisivos superiores están dispuestos de a pares: I1+I2 y por detrás I3+I4. Los caninos son de sección oval, con la superficie estriada y de crecimiento continuo. Los caninos inferiores son procumbentes y los superiores de implantación vertical. Los premolares aumentan de tamaño hacia atrás. Los P1 son muy pequeños y están muy pegados al canino en la serie superior, y ubicados lingualmente al P<sub>2</sub> en la serie inferior. Los molares superiores son más largos que anchos y aparentemente portan una sola cúspide. Los molares inferiores son más largos que anchos, muy robustos, la corona está formada por una única cúspide y aparentemente no tienen talónido desarrollado.

La masa corporal estimada para *P. boliviana* es de 78.9 kg. Aunque el material conocido para esta especie no permite el cálculo de RGA, la morfología general de la dentición sugiere que se trataba de una especie hipercarnívora.

***Arminiheringia* Ameghino 1904 (Vaquense-Barranquense)**

La fórmula dentaria de los representantes de este género es: I3/2, C1/1, P3/3, M4/4. Los incisivos inferiores están apiñados, muy juntos unos de otros. Los caninos son muy grandes y de sección ovalada, con las raíces extendiéndose hasta la región molar, tanto en la serie superior como en la inferior. Los caninos inferiores son procumbentes. Hay facetas de desgaste tanto en el margen lingual como labial de los caninos superiores e inferiores. En los superiores se evidencian facetas antero-linguales (Fig. 12.35; 8), anterolabiales y posterolabiales. En los caninos inferiores se evidencian facetas anterolinguales (Fig. 12.35; 6) y posterolabiales (Fig. 12.35; 1). En tales facetas, sobre los caninos inferiores, se evidencian estrías direccionales con un ángulo promedio de 89.26°. Los premolares son birradiculados y robustos. El P3 es el más grande de los tres. Los molares superiores tienen el protocono reducido, el paracono pequeño y fusionado a la base del metacono, el que es de gran tamaño. La postmetacrista es larga y recta, la preparacrista reducida a vestigial. Los molares inferiores son más largos que anchos, tienen el talónido reducido con una sola cúspide central (Tipo 1), el paracónido está presente y el protocónido es la cúspide más alta del trigónido. Un rasgo adicional de los molares es que sus raíces están arqueadas en sentido lingual en la serie superior y en sentido labial en la serie inferior. Esto da como resultado una funcionalidad prolongada (hasta estadios seniles) de los pares de crestas cortantes. La profundidad del dentario debajo del m4 se encuentra ligeramente por debajo de los valores esperados en función de la masa corporal (Tabla 12.35). Adicionalmente, la mandíbula se hace mucho menos profunda en su porción anterior. Los resultados de los índices morfométricos se detallan en la Tabla 12.35.

ESPECIE	SALMA	RGA	PS	RPS	Ltrig/Lmc	Lp/Lmc	Log(JD)	Log <sub>e</sub> (JD)	MC (kg)
<i>A. auceta</i>	DES	0.43	0.66	1.87	0.79	0.59	1.35	1.39	31.75
<i>A. cultrata</i>	BAR	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	25.67
<i>A. contigua</i>	BAR	NA	0.74	2.56	NA	NA	NA	NA	18.5

Tabla 12.35. Índices morfométricos para las especies del género *Arminiheringia*.



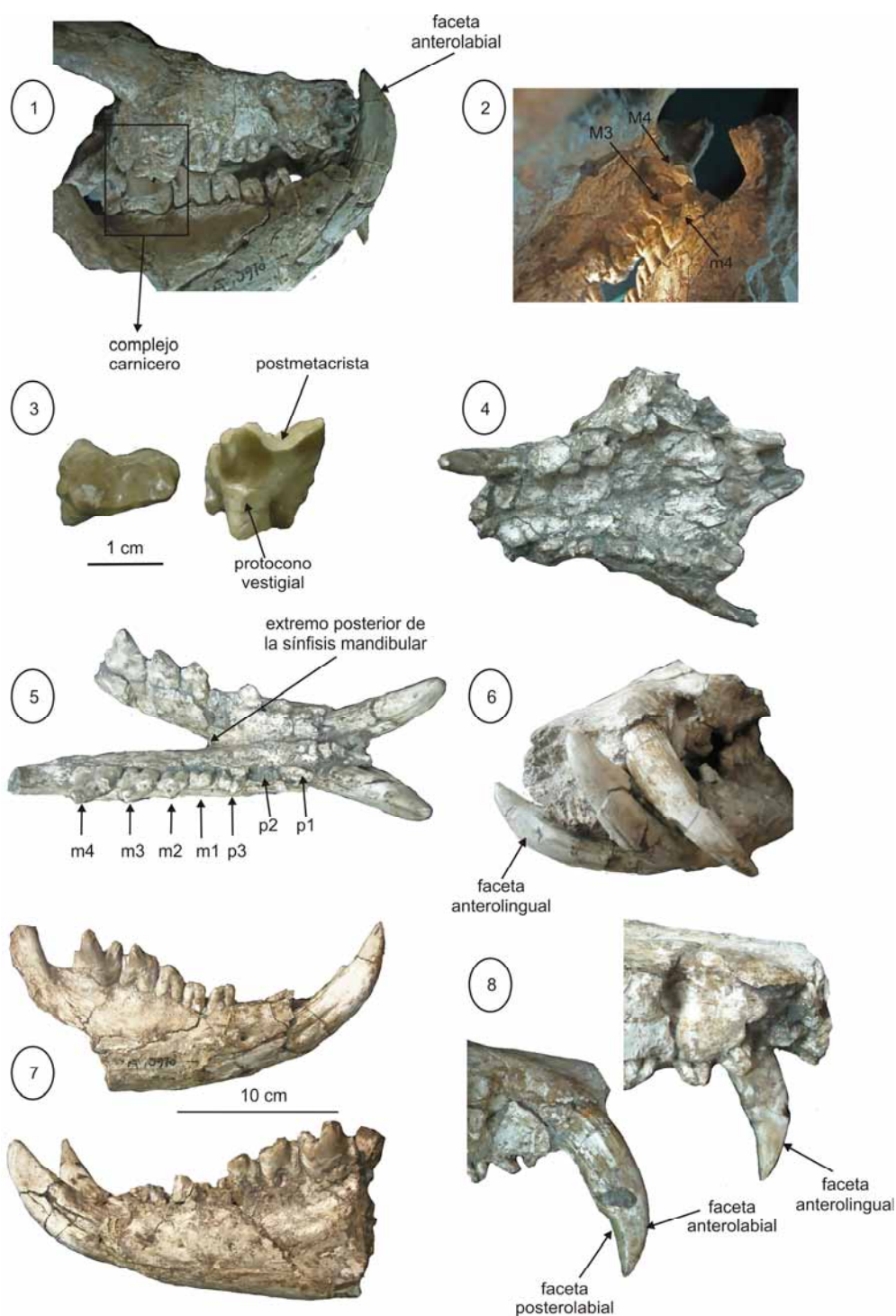


Figura 12.35. *Arminiheringia*. 1. *A. auceta*. Vista labial de la porción anterior del cráneo y la mandíbula (MACN 10972 y MACN 10970). 2. Vista lingual del complejo carnívero mostrando la extensión de la faceta de oclusión en los molares superiores de un individuo senil. 3. *A. cultrata*. Vista oclusal y lingual de un molar superior aislado (MACN A 10974). 4-8. *A. auceta*. 4. Vista palatal del cráneo. 5. Vista oclusal de la mandíbula. 6. Vista anterolabial de los caninos en oclusión. 7. Vista labial de las hemimandíbulas derecha (arriba) e izquierda (abajo). 8. Vista lingual (arriba) y labial (abajo) de las facetas de oclusión en los caninos superiores.



Las especies de este género reúnen las características de los hipercarnívoros de tamaño grande: talónidos reducidos, con una cúspide central sin formar una cuenca (Tipo 1), postmetacrista extremadamente larga y recta, protoconos ausentes, valores de RGA menores a 0.5 y valores de RPS menores a 2.6. Los valores de profundidad del dentario son ligeramente más bajos que los esperados y se hallan próximos a los valores para los cánidos y félidos comedores de carne (Tabla 11.2 y Fig. 11.6). Los valores de PS son superiores a 0.58 (Tabla 11.12). Los valores del índice Lp/Lmc, aunque son inferiores al valor crítico para hipercarnívoros comedores de carne, están dentro del rango determinado por los valores máximos y mínimos de dicha categoría (Fig. 11.10).

El valor del Ltrig/Lmc se halla por debajo del valor crítico para los Hi/C pero está incluido dentro del rango de variación de dicha categoría (Fig. 11.11). A excepción del valor de PS, la totalidad de los rasgos morfológicos de las especies de *Arminiheringia* son consistentes con los de los hipercarnívoros depredadores o comedores de carne. El valor elevado de PS puede deberse la utilización del tercer premolar como herramienta para fracturar cierto porcentaje de elementos óseos. Sin embargo, son poco probables los hábitos quebrantahuesos estrictos para este género, no sólo por los valores de sus índices morfométricos sino también por el arqueamiento de las raíces en los molares superiores e inferiores. Este tipo de disposición dentaria permite una funcionalidad prolongada de las crestas cortantes hasta los estadios más avanzados de desgaste molar (Fig. 12.35; 2). El espécimen MACN 10970 evidencia claramente este carácter. La masa corporal es consistente con una dieta hipercarnívora (Fig. 11.14).

### BORHYAENOIDEA BASALES

#### *Angelocabrerus* Simpson 1970 (Barranquense)

*Angelocabrerus daptus* es conocido por un fragmento de rama mandibular que porta los p3-m4 muy gastados y por dos caninos inferiores aislados y rotos. Los caninos son largos, con raíces cerradas y esmalte en toda la corona. El tercer premolar inferior es de tamaño similar al m1 y tiene un pequeño talónido. Los molares inferiores tienen dos cúspides, el paracónido menor y el protocónido enorme. No hay metacónido y el talónido es de Tipo 1, muy reducido, no forma una cuenca y es simplemente un reborde posterior que se hace progresivamente más pequeño desde el m1 hasta el m4. Los resultados de los índices morfométricos y la masa corporal se detallan en la Tabla 12.36.

ESPECIE	SALMA	RGA	PS	RPS	Ltrig/Lmc	Lp/Lmc	Log(JD)	Log <sub>e</sub> (JD)	MC (kg)
<i>A. daptus</i>	BAR	0.39	0.6	2.69	0.82	0.86	NA	NA	20.85

Tabla 12.36. Índices morfométricos para el género *Angelocabrerus*.

El valor del índice RGA es menor a 0.5; por lo tanto, resulta consistente con una dieta hipercarnívora. Los valores de PS > 0.58 y de RPS > 2.6 son más similares a los de los hipercarnívoros quebrantahuesos que a los de los comedores de carne (Tabla 11.12). Los valores de Ltrig/Lmc y Lp/Lmc se hallan más cerca de los valores de los quebrantahuesos vivientes que los de los depredadores activos

(ver Tabla 11.12). La masa corporal estimada es, sin embargo, dos veces menor que la de cualquier quebrantahuesos viviente (ver Tabla 11.2). Sobre esta base aquí se infieren hábitos hipercarnívoros depredadores pero con la capacidad de masticar elementos óseos.

***Plesiofelis* Roth 1903 (Mustersense)**

Los premolares inferiores de *P. schlosseri* aumentan en tamaño hacia atrás y son de sección oval. El p3 tiene la corona inclinada hacia el m1. Los molares aumentan en tamaño desde el m1 hasta el m4 y son más largos que anchos. Los molares y premolares están alineados. El metacónido está reducido pero presente. La paracrística tiene una muesca profunda que la divide medialmente. El talónido está presente pero reducido y porta una única cúspide (Tipo 1). Los valores de los índices morfométricos y de masa corporal se detallan en la Tabla 12.37.

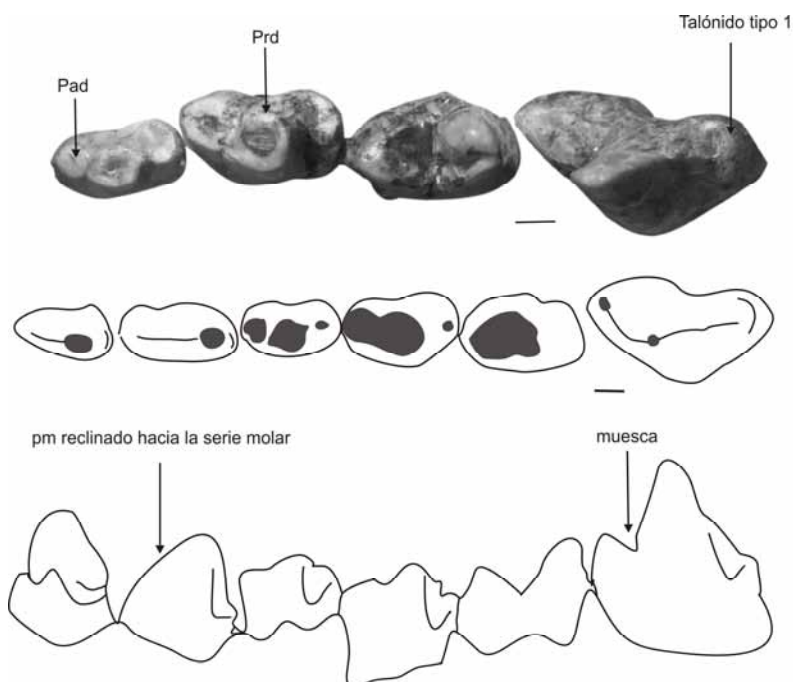


Figura 12.37. *Plesiofelis schlosseri*. Vista oclusal de la serie molar (MLP 11-114). Dibujos esquemáticos del mismo espécimen con los p2-m4 en vista oclusal (arriba) y labial (abajo).

ESPECIE	SALMA	RGA	PS	RPS	Ltrig/Lmc	Lp/Lmc	Log(JD)	Log <sub>e</sub> (JD)	MC (kg)
<i>P. schlosseri</i>	MUS	0.39	0.59	1.83	0.82	0.6	NA	NA	44.9

Tabla 12.37. Índices morfométricos para *Plesiofelis schlosseri*.

El valor de RGA ( $<0.5$ ) indica hábitos hipercarnívoros depredadores para *P. schlosseri*. Tales hábitos están sustentados además por el tipo de talónido, la inclinación de los p3 sobre los m1, la profunda muesca en la paracrística y el valor de  $RPS \leq 2.6$ . El valor de PS se halla en el límite con el de los quebrantahuesos, siendo ligeramente superior a 0.58. Los valores de los índices Lp/Lmc y Ltrig/Lmc se hallan por debajo de los valores críticos para hipercarnívoros comedores de carne pero de

todas maneras están dentro del rango de variación de dicha categoría. El tamaño corporal es concordante con esta hipótesis (Fig. 11.14).

### *Pharsophorus* Ameghino 1897 (La Cantera-Deseadense)

La fórmula dentaria de los representantes de *Pharsophorus* es I<sup>2</sup>/3, C1/1, P3/3, M4/4. Los incisivos son pequeños y están apiñados. Los I2 se sitúan por delante de los I1. Los molares superiores tienen el protocono pequeño pero distintivo. El paracono es más pequeño que el metacono y están fusionados por la base. La postmetacrista es larga y recta, la preparacrista es corta y la centrocrista es inexistente. Los molares aumentan en tamaño desde el M1 hasta el M3 y el M4 se halla comprimido antero-posteriormente. Los premolares inferiores incrementan su tamaño desde el p1 hasta el p3. Los p2-3 tienen un talónido postero-basal separado del protocónido. El p3 es el más grande, se halla implantado oblicuo en la mandíbula y la corona está inclinada hacia el m1. Los molares inferiores incrementan su tamaño desde el m1 hasta el m4. El talónido está presente aunque reducido en relación al trigónido y porta una única cúspide (Tipo 1). El talónido forma una pequeña cuenca en los m1-2 que no se observa los m3-4. El metacónido está presente en los m2-4 y es una cúspide pequeña restringida a la cresta postero-lingual del protocónido. El cingúlido antero-basal es notable.

Los valores de los índices morfométricos y masa corporal se detallan en la siguiente tabla para cada especie.

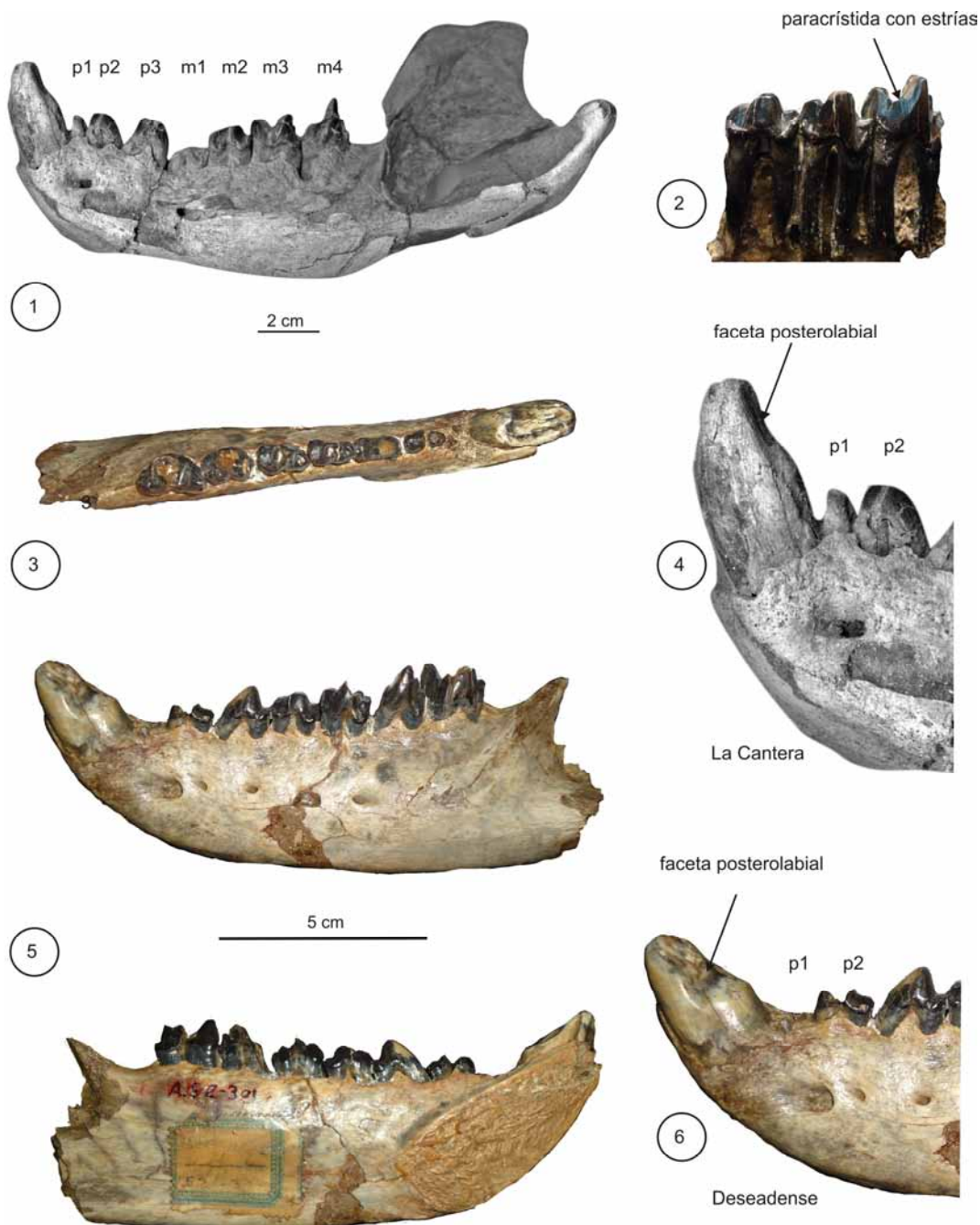
ESPECIE	SALMA	RGA	PS	RPS	Ltrig/Lmc	Lp/Lmc	Log(JD)	Log <sub>e</sub> (JD)	MC (kg)
<i>P. lacerans</i>	DES	0.42	0.52	2.10	0.80	0.77	1.56	1.37	27.70
<i>P. lacerans</i>	CAN	0.22	0.74	2.65	0.91	0.72	1.63	1.42	37.06
<i>P. tenax</i>	DES	0.53	0.48	2.12	0.74	0.86	1.54	1.30	18.70

Tabla 12.38. Índices morfométricos para las especies del género *Pharsophorus*.

La especie *P. lacerans* tiene un RGA menor a 0.5 por lo que cae en el rango de los hipercarnívoros. Hay una gran diferencia entre la especie más antigua de la fauna de La Cantera con un RGA=0.22 y la del Deseadense, cuyo RGA es 0.42. Esta diferencia en el grado de hipercarnivoría está asociada a una mayor masa corporal en la especie más antigua. La especie de La Cantera presenta, además, premolares más robustos que su sucesora deseadense, tal como lo evidencia el valor más alto del índice PS (> 0.58) y la mayor longitud relativa del trigónido en el diente carnívoros, lo que resulta en un valor elevado del índice Ltrig/Lmc (ligeramente > 0.9). Los valores de RPS están por encima del valor crítico para los carnívoros quebrantahuesos (>2.6) en la especie de La Cantera mientras que en la especie deseadense el valor de RPS es inferior a 2,6 (como ocurre en los félidos y cánidos actuales). Una diferencia adicional entre ambas especies está dada por la implantación más vertical del canino en la especie de La Cantera con respecto a la deseadense. En función de los valores de los índices se puede establecer una diferencia entre las especies de *P. lacerans* de La Cantera y del Deseadense. La especie más antigua muestra algunos rasgos compatibles con hábitos quebrantahuesos, mientras que la más moderna exhibe valores de todos los índices compatibles con los hipercarnívoros comedores de carne. En tal sentido, aunque *P. lacerans* de La Cantera no es una especie quebrantahuesos especializada,

exhibe en comparación con su sucesora del Deseadense una mayor capacidad para procesar elementos óseos. Tanto el tamaño corporal como los índices morfométricos de *P. lacerans* indican un consumo exclusivo de músculo de vertebrados por parte de estas especies.

*P. tenax* es la especie más pequeña del género y tiene un RGA consistente con hábitos mesocarnívoros (0.5-0.8) (Tabla 12.38). Esto se refleja también los valores de todos los índices morfométricos. El PS es inferior a 0.58, el RPS menor a 2.6, el Ltrig/Lmc se encuentra entre 0.7 y 0.8 y finalmente el Lp/Lmc es ligeramente superior a 0.7 (ver Tabla 11.12).



*Figura 12.38. Pharsophorus lacerans. 1. Vista labial de una mandíbula completa con toda la serie dentaria (MPEF-PV 4190). 2. vista labial de los m1-m3 con las facetas de desgaste (MACN 11-652). 3. vista oclusal de un fragmento mandibular con la serie dentaria completa (MACN A 52-391 Tipo). 4. Pharsophorus cf. lacerans (La Cantera). Vista ampliada del canino. 5. vista labial (arriba) y lingual (abajo) del espécimen tipo. 6. vista ampliada del canino del mismo espécimen.*

## PAUCITUBERCULATA

Los paucituberculados exhiben una tendencia hacia la adquisición de un molar cuadrangular y un primer molar hipertrofiado y sectorial en los grupos terminales. Ambos factores son determinantes de los patrones de desgaste y esquemas de oclusión en los distintos agrupamientos intraordinales.

Las facetas de desgaste correspondientes a la etapa rítmica de la masticación exhiben un desarrollo variable en las distintas especies. A nivel de orden se pueden establecer dos patrones generales que caracterizan a los taxones basales (Grupo I) por un lado (*Riolestes*, *Bardalestes*, *Evolestes* y *Caenolestidae*) y al clado conformado por los *Pichipiliidae* y los *Paleothentidae* + *Abderitidae* paleógenos (Grupo II) con todos sus géneros basales (ver Abello, 2007) por el otro. El Grupo I se caracteriza, en términos de la Fase I, por un desarrollo equivalente de las facetas labiales y linguales. Todas las facetas labiales alcanzan un desarrollo equivalente en este grupo mientras que de las linguales la 9 es la más extensa. Con respecto a la Fase II, este grupo desarrolla únicamente la faceta 10. El Grupo II exhibe una reducción de las facetas labiales de la Fase I y un incremento en las facetas linguales. Todas las facetas labiales se reducen proporcionalmente y hay un desplazamiento de las mismas hacia las cúspides estilares. En los taxones más especializados (*Abderitidae* y *Paleothentidae*) las facetas 1, 6 y 7 se localizan totalmente sobre las cúspides estilares a causa de la reducción y/o desaparición del paracono y el metacono. Con la expansión del metacónulo, se adicionan en este grupo las facetas 8 y 4 localizadas sobre las caras anterior y posterior de esta cúspide. Ambas facetas son de pequeño tamaño en la mayoría de las especies. Con respecto a la Fase II, este grupo desarrolla tanto la faceta 5 como la 10 sobre la cara oclusal del metacónulo y del protocono respectivamente. Una característica importante de este grupo es que ambas facetas se encuentran en dos planos distintos respecto de la componente vertical. Este rasgo diferencia a los paucituberculados en su patrón de desgaste con respecto a otros grupos de metaterios que han desarrollado ambas facetas de la Fase II (véase más adelante).

La disposición y desarrollo relativo de las facetas de desgaste correspondientes a la etapa rítmica requieren un conjunto de movimientos oclusales exclusivo para cada grupo. En el caso del Grupo I y partiendo de la máxima apertura mandibular, se deben dar una combinación de movimientos verticales y ectentales para alcanzar los puntos de contacto apical. La Fase I requiere de un desplazamiento anterior y lingual de la mandíbula mientras se mantiene la componente vertical del movimiento. La Fase II requiere de un movimiento lingual y ligeramente hacia abajo para lograr la oclusión céntrica. El segundo grupo, aunque mantiene estas combinaciones generales de movimientos, exhibe una reducción en la fuerza aplicada durante la formación de las facetas labiales de la Fase I y una acentuación de las fuerzas masticatorias durante la formación de las facetas linguales que se suman a los requeridos para la Fase II. Esto se evidencia en la extensión diferencial de ambos grupos de facetas.

En líneas generales, los mayores movimientos oclusales en los paucituberculados son el resultado de una combinación de vectores anteriores y laterales. En los taxones terminales y plagiaulacoideos, el primer molar hipertrofiado exhibe su cresta orientada perpendicularmente al movimiento resultante (véase más adelante). Esto restringe por un lado los movimientos anteriores y funciona como elemento guía por el otro incrementando la precisión de la oclusión. Este molar concentra además la actividad de corte, que ha sido disminuida en los molares por el incremento de las áreas de molienda.

### TAXONES BASALES

***Bardalestes*** Goin, Candela, Abello y Oliveira 2009 (Itaboraiense – fauna de Paso del Sapo)

Los molares superiores de la especie tipo del género, *Bardalestes hunco*, son subtriangulares en vista oclusal, un rasgo que los diferencia de los restantes paucituberculados. Esto se debe a que el metacónulo en esta especie es de tamaño pequeño y no se encuentra notablemente expandido (si bien es claramente más grande que el paracónulo). Las cúspides en general son agudas, la cuenca del trígono es amplia y poco profunda, las crestas están bien desarrolladas y la plataforma estilar está reducida. Las cúspides estilares B y C+D están enfrentadas al paracono y al metacono respectivamente y la StB es enorme, siendo la cúspide más alta del diente. La StC+D es menor en altura al metacono. El paracono y el metacono son subiguales en altura, el protocono es amplio y están presentes tanto el paracónulo como el metacónulo pero con tamaños reducidos. La centrocrista es en V y la postmetacrista es ligeramente más larga que la premetacrista. Las crestas del protocono están bien desarrolladas generando un equilibrio relativo entre la longitud de las crestas bucales y labiales. Los molares inferiores se conocen por un molar aislado al que le falta gran parte del trigónido incluidos el paracónido y el protocónido. El talónido es amplio y poco profundo y el hipocónido es la cúspide de mayor tamaño.

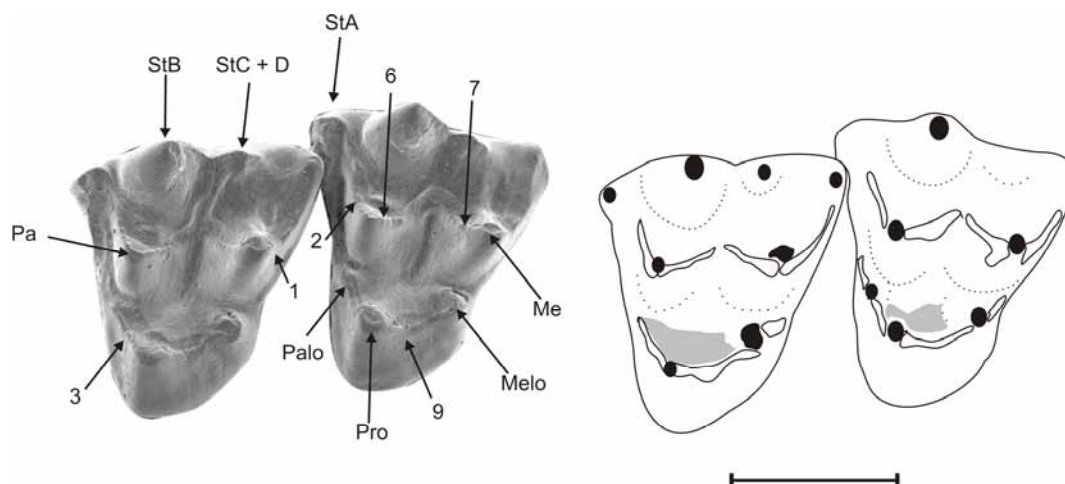


Figura 12.39. *Bardalestes hunco*. Vista ocluso-lingual de los M2-3 (LIEB-PV 1135) y su esquema de desgaste. Escala: 1 mm.

Las variables morfométricas que se han podido calcular para los representantes de *Bardalestes* indican una ligera diferencia de longitud entre la postmetacrista (más larga) y la preparacrista (más corta). Las crestas alcanzan un notable desarrollo duplicando, en promedio, la longitud total del diente.

Las variables de desgaste muestran un importante desarrollo de las facetas de molienda sobre la cuenca del trígono, la que alcanza en promedio el 36.6% del área total desgastada. Las facetas de corte desarrolladas durante la Fase I son más notables del lado bucal (64.6%) aunque las linguales alcanzan una vasta extensión (35.4%). El desgaste apical es moderado. Los valores de los índices B/L y F1/F2 son consistentes con una dieta basada en insectos y frutos de dureza relativamente elevada (Tablas 12.39 y 11.6).

Las dos especies son muy similares en todos los aspectos evaluados. El desgaste proporcional es equivalente, las longitudes relativas de las crestas son muy similares también, al igual que la masa corporal estimada para cada una de ellas. El análisis del macrodesgaste muestra un predominio de las facetas bucales de corte; sin embargo, las facetas resultantes de la actividad de molienda están bien desarrolladas y, adicionalmente, el desgaste apical está presente y es moderado. Estas últimas características del patrón molar de desgaste son consistentes con el procesamiento de alimentos con resistencias iniciales moderadas que requieren de una actividad de molienda importante para lograr la disminución en tamaño de la partícula alimenticia.

Dado que las crestas son angulosas y las cúspides agudas es probable que *Bardalestes* consumiera insectos de durezas bajas. El desarrollo importante de la Fase II debe estar asociado a un consumo de frutos o a la incorporación de invertebrados de dureza más elevada en proporciones menores. En tal sentido, aquí se estima que las especies de *Bardalestes* eran insectívoro/frugívoras, hábiles para depredar sobre insectos de durezas bajas a moderadas, como moscas, mosquitos, polillas o libélulas (véase la Tabla 9.2). El tamaño corporal estimado es consistente con una dieta de este tipo, ya que los valores de masa corporal para cada una de las especies se encuentran dentro del rango de la insectivoría (Tabla 11.8).

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	R TRI/TAL	A TAL/TRI	L TAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RGA	PWA	
<i>Bardalestes hunco</i>	SAPO	0.20	62.50	37.50	33.33	66.67	1.66	1.5	NA	NA	NA	1.65		NA	NA	25.64
<i>Bardalestes sp.</i>	ITA	0.17	66.66	33.33	40	60	2	1.87	NA	NA	NA	1.39*		NA	NA	26.76
Promedio		0.15	64.58	35.42	36.67	63.34	1.83	1.69				1.52				26.2

Tabla 12.39. Variables de desgaste e índices morfométricos para las especies de *Bardalestes*.

***Evolestes*** Goin, Sánchez-Villagra, Abello y Kay 2007 (Tinguiririquense - Deseadense)

La dentición antemolar conocida para los representantes de este género está compuesta en la serie superior por un canino largo y relativamente robusto al que le siguen tres premolares. El P1 es pequeño y comprimido lateralmente; el P2 es ligeramente más alto y está separado del anterior por una diastema. El P3 es el más grande y es también lateralmente comprimido. La dentición molar muestra una disminución en tamaño desde el M1 hasta el M3 (las dimensiones del M4 se conocen por su alvéolo). Los M1-2 son subcuadrangulares en vista oclusal y el M3 es subtriangular. Las cúspides estilares B y C+D son muy grandes y están enfrentadas al paracono y metacono respectivamente. La StA está

restringida a la esquina antero-labial del diente y separada de la plataforma estilar, la StE es vestigial y está restringida a la esquina metastilar. La plataforma estilar está reducida. El paracono es de menor tamaño que el metacono y ambos son más pequeños que la StB, que es la cúspide más robusta. El protocono está comprimido en sentido antero-posterior, con sus crestas formando un ángulo agudo. El paracónulo está ausente y el metacónulo está expandido (en los M1-2). Un rasgo notable es que este último se halla a una altura inferior respecto del protocono, de tal manera que entre ambas cúspides se genera un escalón. Las crestas del metacónulo están bien desarrolladas, extendiéndose la postmetaconular casi hasta el borde labial del diente. La centrocrista es abierta, la postmetacrista es larga y la preparacrista reducida (Tabla 12.40).

El análisis del macrodesgaste indica un equilibrio relativo entre las fases I y II del ciclo masticatorio, estando las facetas de corte ligeramente más desarrolladas que las de molienda (Tabla 12.40). El desgaste de corte tiene lugar en ambos estadios, bucal y lingual, de la Fase I. A diferencia de otros metaterios, la postmetacrista no es aquí la cresta principal de corte bucal. Durante la Fase I bucal, la actividad de corte tiene lugar a lo largo de la centrocrista, la que ocluye con las crestas del hipocónido en los molares inferiores. Un rasgo notable que también ocurre en otros metaterios (e.g., Rosendolopidae y Argyrolagoidea basales) es la extensión de las facetas 6 y 7 hasta las laderas de las cúspides estilares StB y StD respectivamente. Esto se debe a la proximidad e incluso fusión por la base de las cúspides principales con las estilares. El desgaste de molienda ocurre sobre la cara interna del protocono y sobre el metacónulo de manera equivalente. El desgaste apical es bajo en la especie (aun indeterminada) de la edad Tinguiririquense y moderado en *E. hadromatos*, de edad Deseadense. Los valores de los índices están en el rango de la insectivoría a base de insectos duros (Tabla 11.6).



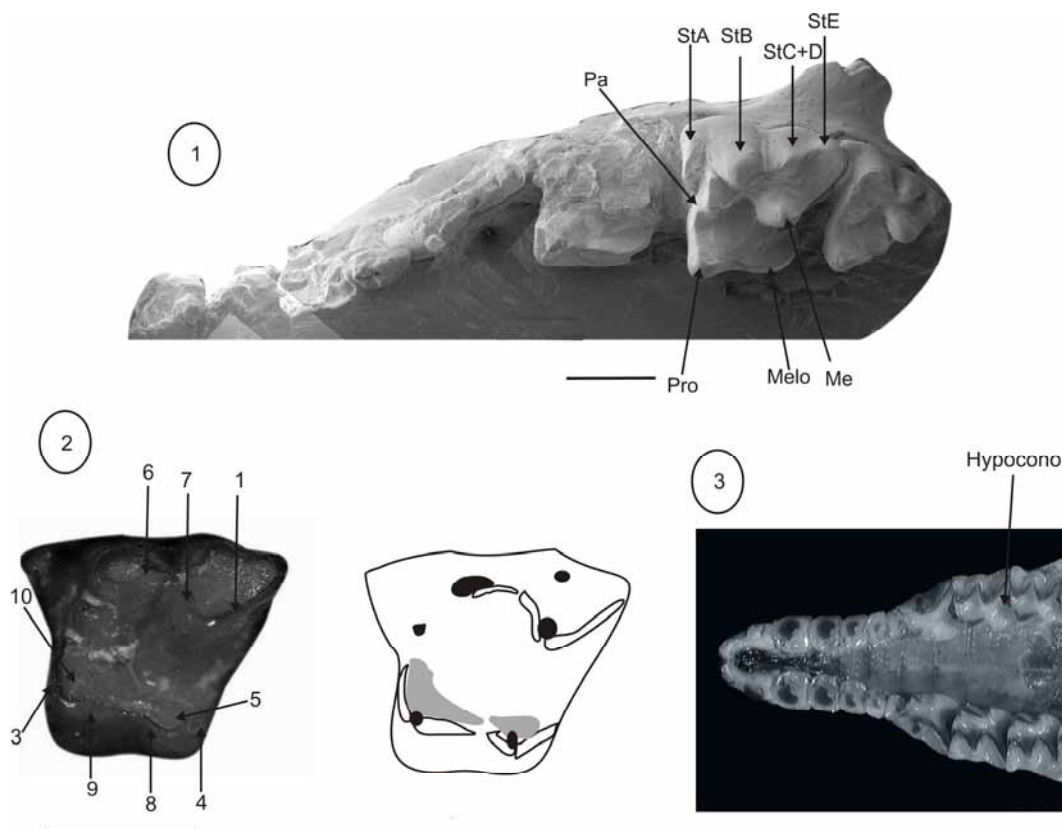


Figura 12.40.. 1. *Evolestes hadromatos*. Vista oclusal de un fragmento maxilar con los P1-M2 parcialmente preservados y los M3-4 completos (MNHN-Bol 96-400). 2. *Evolestes* sp. vista oclusal de un M2 (LIEB-PV) con las facetas de desgaste. 3. *Sorex* (Soricidae) vista palatal de la porción anterior de un cráneo con la dentición casi completa (UMMZ 162391).

		VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							
ESPECIE	SALMA	AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	R TRI/TAL	A TAL/TRI	L TAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RGA	PWA	MC (g)
<i>E. hadromatos</i>	DES	0.3	58.33	41.67	47.83	52.17	1.4	1.09	NA	NA	NA	2.82	NA	NA	NA	62.28
<i>Evolestes</i> sp	CAN	0.13	50	50	42.86	57.14	1	1.33	NA	NA	NA	4.87	NA	NA	NA	44.34
<i>Promedio</i>		0.22	54.17	45.84	45.35	54.66	1.20	1.21	NA	NA	NA	3.84	NA	NA	NA	53.29

Tabla 12.40. Variables de desgaste e índices morfométricos para las especies de *Evolestes*.

Los resultados morfométricos y la morfología general de los molares son consistentes con el procesamiento de alimentos duros y quebradizos como insectos de tipo 4 o 5 en la escala de dureza (Tabla 9.2). El desarrollo moderado de las crestas y el desgaste apical son factores que sugieren el consumo de insectos duros con elevadas resistencias iniciales a la fragmentación. Sin embargo, las variables de desgaste con los elevados valores de Fase II conjuntamente con la gran componente lingual de la Fase I indican el procesamiento de materiales fibrosos con índices de fragmentación más elevados. Los materiales con estas características son aquellos clasificados como fibrosos y resistentes e incluyen a las gramíneas y a las frutas con el pericarpio engrosado como las bayas (Tabla 10.1). En función de las evidencias antes mencionadas aquí se establece una dieta mixta para las especies del género *Evolestes*, basada en insectos y frutas de manera primordial. Las estimaciones de masa corporal son consistentes

con la insectivoría/frugivoría; aunque se encuentran por debajo de la mediana para dicha categoría, quedan incluidas dentro del rango de variación (Tabla 11.8).

Un rasgo notable que vale la pena mencionar es la similitud existente entre la dentición molar de *Evolestes* y aquella de los insectívoros Soricidae. Estos últimos presentan, en los molares superiores, un hipocono expandido de manera similar a como ocurre en *Evolestes*, formando una “lengüeta” posterior que rellena parcial o completamente el espacio interdental. Esta expansión tiene lugar también a un nivel altitudinal más bajo en relación al protocono. El desarrollo de las crestas bucales es más notable en los Soricidae debido al menor acortamiento de la preparacrista; sin embargo, las facetas de desgaste 6 y 7 en estos insectívoros se extienden hasta el margen labial del diente, tal como ocurre con las correspondientes en *Evolestes*. En los molares inferiores las similitudes se extienden al talónido, el que se halla expandido, así como también al trigónido, ancho y comprimido en longitud. En suma, parece constituir un caso notable de convergencia ecológica. Los Soricidae son depredadores de insectos y vertebrados en primer lugar, aunque incorporan una variedad importante de elementos vegetales en su dieta, cuya proporción varía entre las especies (Grzimek, 2003).

#### PICHIPILLIDAE

##### ***Quirogalestes*** Goin y Candela 1998 (Barranquense)

*Quirogalestes almagaucha*, la especie tipo de este género monoespecífico, se caracteriza por tener los molares inferiores braquiodontes con las cúspides bajas y robustas. El protocónido es más bajo que el paracónido y el metacónido. El paracónido está muy próximo al metacónido sobre el margen lingual y este último no está adelantado respecto del protocónido. La cuenca del trigónido está bien desarrollada. El talónido está poco comprimido tanto en longitud como en superficie y el hipocónido es ligeramente saliente. El entocónido, de gran tamaño, forma una pared en el margen lingual cerrando la cuenca del talónido por ese borde; por último, el hipoconúlido está muy reducido. Las crestas del trigónido son equivalentes en longitud a las del talónido y la postprotocrístida es paralela a la posthipocrístida, constituyendo ambas las crestas más largas de los molares inferiores.

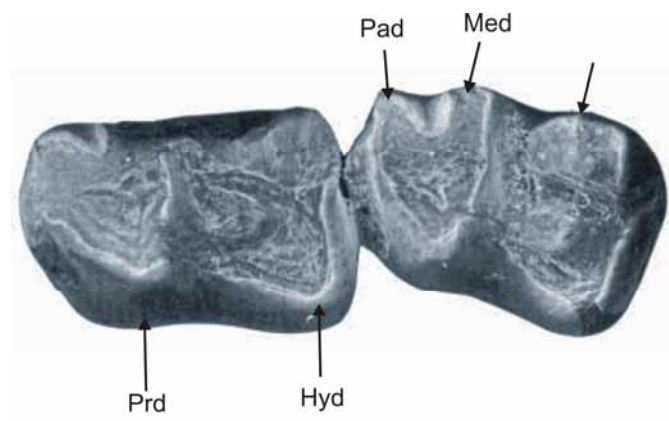


Figura 12.41. *Quirogalestes almagaucha*. Vista oclusal de un fragmento mandibular izquierdo con los m2-3 muy gastados (MLP 83-III-1-16, tipo). Escala: 1 mm.

Los índices morfométricos muestran valores consistentes con una dieta frugívoro/insectívora. El valor del relieve entre el trigónido y el talónido es inferior a 0.2, el PWA es inferior a 70°, los talónidos están comprimidos ligeramente comprimidos con valores de los índices inferiores a 1 y el valor de LC/LT es superior a 1.5. (Tabla 12.41).

Aunque el desgaste no se ha podido cuantificar en esta especie, algunas características cualitativas pueden señalarse. Todas las facetas bucales están presentes, siendo la 1 y la 6 similares en extensión. La 2 y la 7 no se observan con claridad en toda su extensión aunque también están presentes. Las facetas 4 (metacónido anterior) y 8 (entocónido posterior) no se pueden observar debido a la presencia de dentina expuesta en esa área. El desgaste lingual observable es aquel que se despliega sobre la cara posterior del metacónido (faceta 3) y anterior del entocónido (faceta 9). En ambas cuencas se observa desgaste de molienda, aunque la exposición de dentina no permite observar con exactitud la extensión de las facetas 5 sobre la cara interna del protocónido y 10 sobre la cara interna del talónido.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	R TRI/TAL	A TAL/TRI	L TAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RGA	PWA	
<i>Q. almagaucha</i>	BAR	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0.08	0.87	0.84	NA	1.55	1.04	60	44.56

Tabla 12.41. Variables de desgaste e índices morfométricos para *Quirogalestes almagaucha*.

Las variables morfométricas tales como los relieves y ángulos moderados, las longitudes relativas de las crestas y la escasa compresión de los talónidos sugieren que la dentición de *Quirogalestes almagaucha* estaba adaptada al procesamiento de frutos e insectos. Es probable que los insectos procesados fueran mayormente de dureza elevada, ya que los talónidos están escasamente comprimidos en relación a lo esperado para un animal que procesa insectos blandos. La masa corporal estimada para *Q. almagaucha* cae en el rango de la insectivoría y, notablemente, cerca de la mediana para esta categoría dietaria (Tabla 11.8).

#### TAXONES BASALES PALAEOTHENTIDAE +ABDERITIDAE

##### *Perulestes* Goin y Candela 2004 (?Mustersense)

Los molares de las especies de *Perulestes* son braquiodontes y bunodontes y las crestas son de aspecto anguloso; alcanzan, además, una extensión moderada respecto de la longitud de los molares. En los molares superiores el cingulo anterobasal está bien desarrollado, el paracono está reducido y fusionado a la base de la StB en los M1-2, en los M4 está ausente. La StA está presente; hay una gran diferencia de tamaño entre la StB y la StC+D en el M1; en los M2-4, por el contrario, esta diferencia es nula, siendo ambas cúspides subiguales en altura. El metacono está apareado con la StC+D y mantiene la postmetacrista, la que tiene un aspecto recurvado y se une posteriormente con la cresta que baja de la StC+D. Las crestas tienen un desarrollo general moderado y la centrocrista es abierta. Los molares inferiores tienen el trigónido muy comprimido en sentido antero-posterior y el talónido está muy expandido, tanto en longitud como en ancho. El entocónido es enorme y forma una pared que cierra la

cuenca del talónido por su borde lingual. El hipocónido es grande y de escasa altura. La crístida oblicua es larga y la posthipocrístida se extiende casi hasta el margen lingual, donde el hipoconúlido se localiza basalmente al gran entocónido.

Las variables morfométricas se encuentran todas dentro del rango de la frugivoría. Los relieves son inferiores a 0.2, el PWA es ligeramente superior a 40°, los talónidos están expandidos con valores de los índices muy superiores a 1 y el valor de LC/LT es superior a 1.5 (Tabla 12.42). La longitud relativa de la postmetacrista es grande; esto se debe al acortamiento de la preparacrista como consecuencia de la reducción del paracono. Los valores de B/L son consistentes con la frugivoría mientras que los de F1/F2 se encuentran por encima de los valores medios de los frugívoros.

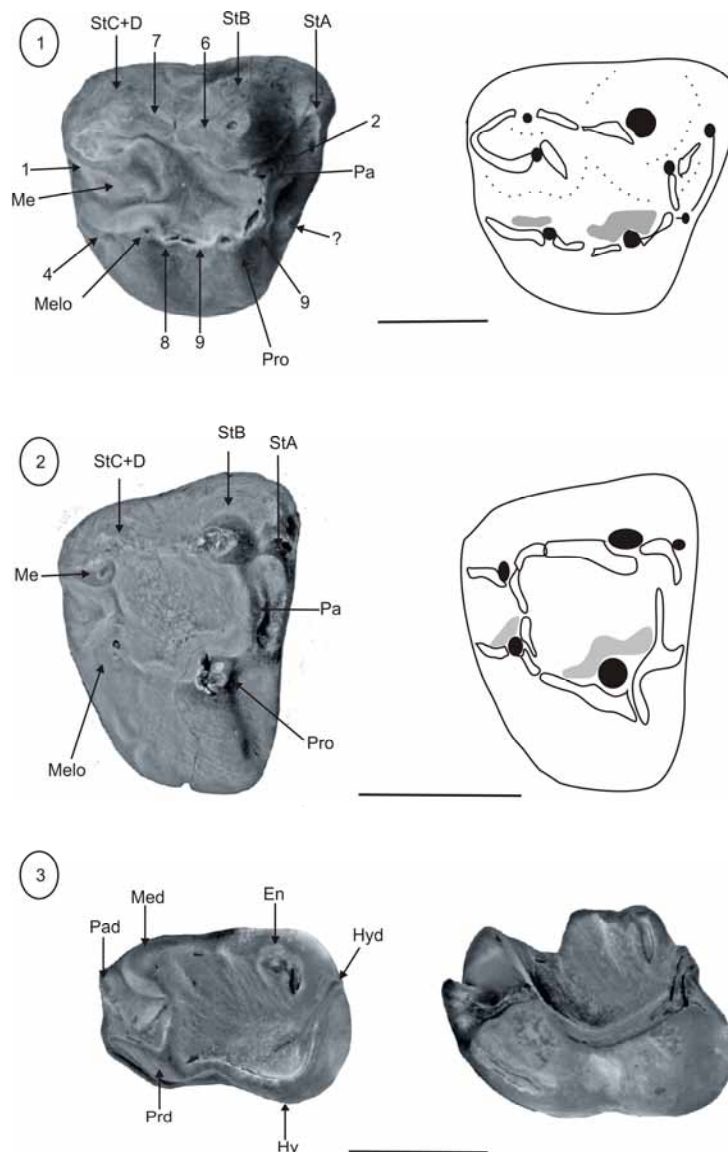


Figura 12.42. *Perulestes cardichi*. 1. Vista oclusal de un M1 con la nomenclatura cuspidal y las facetas de desgaste (LACM 140649). 2. vista oclusal de un M4 (LACM 140613). 3. vista oclusal y labial de un m2 (LACM 140606). Escala: 1 mm.

Las variables de desgaste indican un predominio de la Fase I de corte que tiene desarrolladas de manera equivalente sus facetas bucales y linguales (Tabla 12.42). Sin embargo, la Fase II alcanza una extensión notable y tanto la faceta 10 como la 5 sobre las caras internas del protocono y el metacónulo respectivamente están desarrolladas (Fig 12.42). En el caso de las facetas de corte, las facetas bucales 6 y 7 tienen lugar en este género sobre las laderas internas de la StB y la StC+D y el metacono, respectivamente. Estas cúspides portan desgaste apical que, en general, es bajo en relación al desgaste total (Tabla 12.42).

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	R TRI/TAL	A TAL/TRI	L TAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RGA	PWA	
<i>P. cardichi</i>	MUS	0.16	51.52	48.48	29.79	70.21	1.06	2.36	0.12	2.07	1.65	3.21	1.64	1.72	43	46.36
<i>P. frayleyi</i>	MUS	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	129.58
Promedio		0.16	51.52	48.48	29.79	70.21	1.06	2.36	0.12	2.07	1.65	3.21	1.64	1.72	43	65.94

Tabla 12.42. Variables de desgaste e índices morfométricos para las especies de *Perulestes*.

Tanto las variables de desgaste como los índices morfométricos son consistentes con el procesamiento de materiales blandos que requieran un moderado trabajo de molienda para ser fraccionados. Las frutas turgentes, en general, tienen bajas resistencias iniciales y aun más bajas resistencias a la propagación de las fracturas; en otros términos, elevados índices de fragmentación. En relación a estas propiedades mecánicas, el desgaste medido en *P. cardichi* muestra bajos valores de desgaste apical, por lo cual la materia procesada por este animal debe haber tenido resistencias iniciales bajas. Un rasgo notable del desgaste de corte en este género es la equivalencia entre las facetas bucales y linguales, lo cual sugiere que parte de la función de molienda tiene lugar sobre los estadios finales de la Fase I, cuando son generadas las facetas linguales. A diferencia de otros frugívoros en los cuales la actividad de molienda está concentrada en la Fase II, en las especies de *Perulestes* esta función está dividida en ambas fases. La masa corporal estimada es consistente con la frugivoría; en ambos casos los valores de masa corporal estimados están por encima del percentil inferior por, lo cual caen dentro del rango de tamaños donde se concentran los frugívoros estrictos (Tabla 11.8).

#### *Sasawatsu* Goin y Candela 2004 (?Mustersense)

Los molares de este género son braquiodontes y bunodontes, con las crestas moderadamente desarrolladas y poco angulosas. Las cúspides son robustas y las cuencas amplias y poco profundas. Los molares superiores tienen el paracono y el metacono muy próximos a la StB y StC+D respectivamente, siendo además de tamaño pequeño. Las cúspides estilares no están comprimidas lateralmente, el protocono es grande y la cuenca del trigono es amplia y poco profunda. El metacónulo es vestigial. Las crestas del metacono están desarrolladas al igual que las del paracono. Los molares inferiores exhiben un talónido muy expandido en relación al trigónido. La pared distal del trigónido está inclinada en bajo ángulo respecto de la horizontal y el relieve entre el trigónido y el talónido es muy bajo. El paracónido es pequeño y se ubica en el margen lingual, próximo al metacónido pero no fusionado con éste. El metacónido es la cúspide más alta del trigónido y es equivalente en altura al entocónido, que constituye

la cúspide más alta del talónido. El entocónido exhibe en su cara interna dos canales que se dirigen verticalmente a la cuenca del talónido.

Los valores de los índices morfométricos son indicativos de hábitos frugívoros. El valor de relieve entre el trigónido y el talónido es inferior a 0.2, el PWA es menor a 40°, los índices de compresión del talónido tienen valores superiores a 1 y el LC/LT es ligeramente superior a 1 (Tabla 12.42).

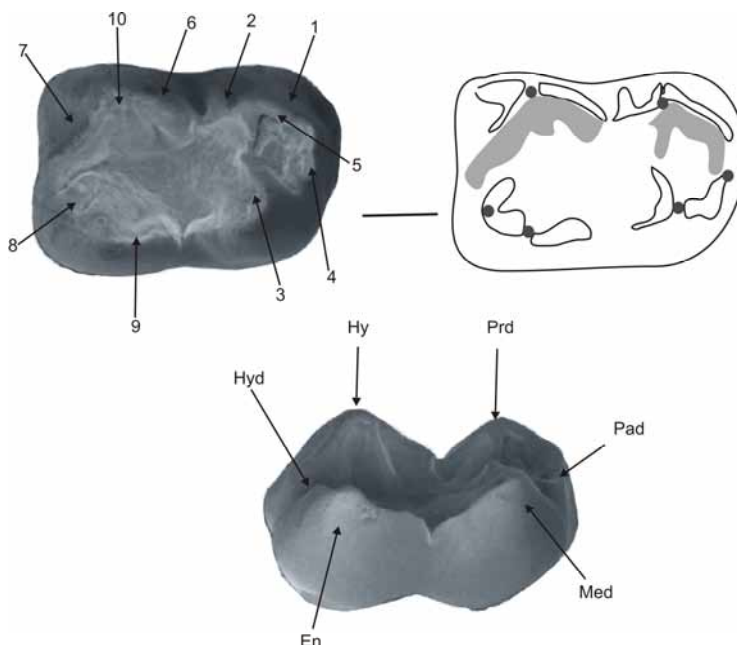


Figura 12.42. *Sasawatsu mahaynaq*. Vista oclusal y lingual de un m2 izquierdo aislado (LACM 140611) con su esquema de desgaste. Escala: 1 mm.

El análisis del macrodesgaste indica un predominio de la Fase II de molienda (Tabla 12.42) por sobre la Fase I de corte. Las facetas 5 y 10 están presentes aunque la 5 es mucho menos importante que la 10 la cual ocupa toda la cara interna del hipocónido en los molares inferiores gran parte de la cuenca del trigóno en los superiores. Las facetas de corte bucales alcanzan un desarrollo ligeramente mayor que las linguales aunque éstas últimas son igualmente muy importantes. Toda la actividad de corte bucal está concentrada en las crestas del hipocónido (facetas 6 y 7), las que ocluyen con las crestas que descienden desde la StB y la StC+D respectivamente. La actividad lingual de corte está concentrada sobre el entocónido anterior y el metacónido posterior (facetas 9 y 3 respectivamente). Aunque la actividad de corte sobre la pared distal del trigónido está presente (facetas 2 y 3), dado el bajo ángulo de la misma es probable que la componente efectiva de corte (componente paralela a las hojas cortantes) durante la Fase I haya sido baja. El valor de B/L es menor a 3 y el de F1/F2 es menor a 1; ambos valores son consistentes con la frugivoría.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	R TRI/TAL	A TAL/TRI	L TAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RGA	PWA	
<i>S. mahaynaq</i>	MUS	0.10	58.75	41.25	52.66	47.34	1.42	0.9	0.01	1.33	1.20	NA	1.39	1.72	35	915.56

Tabla 12.42. Variables de desgaste e índices morfométricos para *Sasawatsu mahaynaq*.

Las variables de desgaste y los índices morfométricos sustentan una dieta principalmente frugívora para *Sasawatsu*. Los bajos relieves entre el trigónido y el talónido, la escasa inclinación de la pared distal del trigónido, la gran expansión de los talónidos y la relativamente baja extensión de las crestas (que, además, son poco angulosas) son los principales elementos morfológicos que sustentan la frugivoría. Desde el punto de vista funcional, el patrón de desgaste sobre los molares indica una mayor actividad de molienda en relación a la de corte que, además, debe haber tenido una elevada componente normal al movimiento dada la escasa inclinación de la pared distal del trigónido. Adicionalmente, el escaso desgaste apical es indicativo de fuerzas compresión moderadas o bajas durante los estadios iniciales de la fragmentación del alimento. Esto sugiere que los frutos consumidos por *Sasawatsu mahaynaq* deben haber sido jugosos, con pericarpios débiles fáciles de dividir con mínimas resistencias iniciales. Las estimaciones de tamaño corporal (Tabla 12.42) concuerdan con una dieta basada en frutos ya que la masa corporal estimada para *S. mahaynaq* cae dentro del rango de los frugívoros estrictos (Tabla 11.8).

#### ***Pilchenia*** Ameghino 1903 (Tinguiriquense-Deseadense)

Los molares superiores de las especies de este género son subcuadrangulares en vista oclusal, con las cúspides estilares StB y StD muy robustas y comprimidas lateralmente. El paracono está reducido en los M1-2 y es coalescente con la StB; el metacono está moderadamente reducido, es coalescente y está apareado con la StC+D. El metacónulo está moderadamente desarrollado y en un plano más elevado que el protocono. La centrocrista es abierta, la preparacrista no existe y la postmetacrista es corta. Todas las crestas son redondeadas. Las principales zonas cortantes de los molares superiores son las laderas posterior de la StB y anterior de la StC+D. Las crestas linguales están bien desarrolladas sobre todo las del protocono. Los molares inferiores tienen el hipocónido poco saliente; en el m1 la cresta anterior es muy robusta y se continúa con la cresta anterior del p3, la que se ubica por debajo del m1. La postprotocrista es estrecha y perpendicular al eje dentario. Este diente tiene el trigónido comprimido lateralmente. El paracónido está poco desarrollado y el metacónido es posterior al protocónido y está conectado al hipocónido mediante una cresta curvada. Los m2-4 disminuyen en tamaño hacia atrás y se caracterizan por tener los talónidos expandidos y con el entocónido proporcionalmente enorme, formando una pared lingual que cierra la cuenca del talónido. El cingúlido posterolingual está bien desarrollado, la pared distal del trigónido está poco inclinada y el relieve es escaso.

Las variables morfométricas indican hábitos frugívoros para todas las especies excepto para *P. boliviensis* que exhibe valores consistentes con la insectivoría/frugivoría. Los valores de relieve son inferiores a 0.2 en todas las especies del género, los de PWA son ligeramente superiores a 40°, los

talónidos están expandidos con valores superiores a 1, excepto en *P. boliviensis* que muestra valores ligeramente inferiores a 1. Los valores de LC/LT son inferiores a 1.5 en todas las especies (Tabla 12.43).

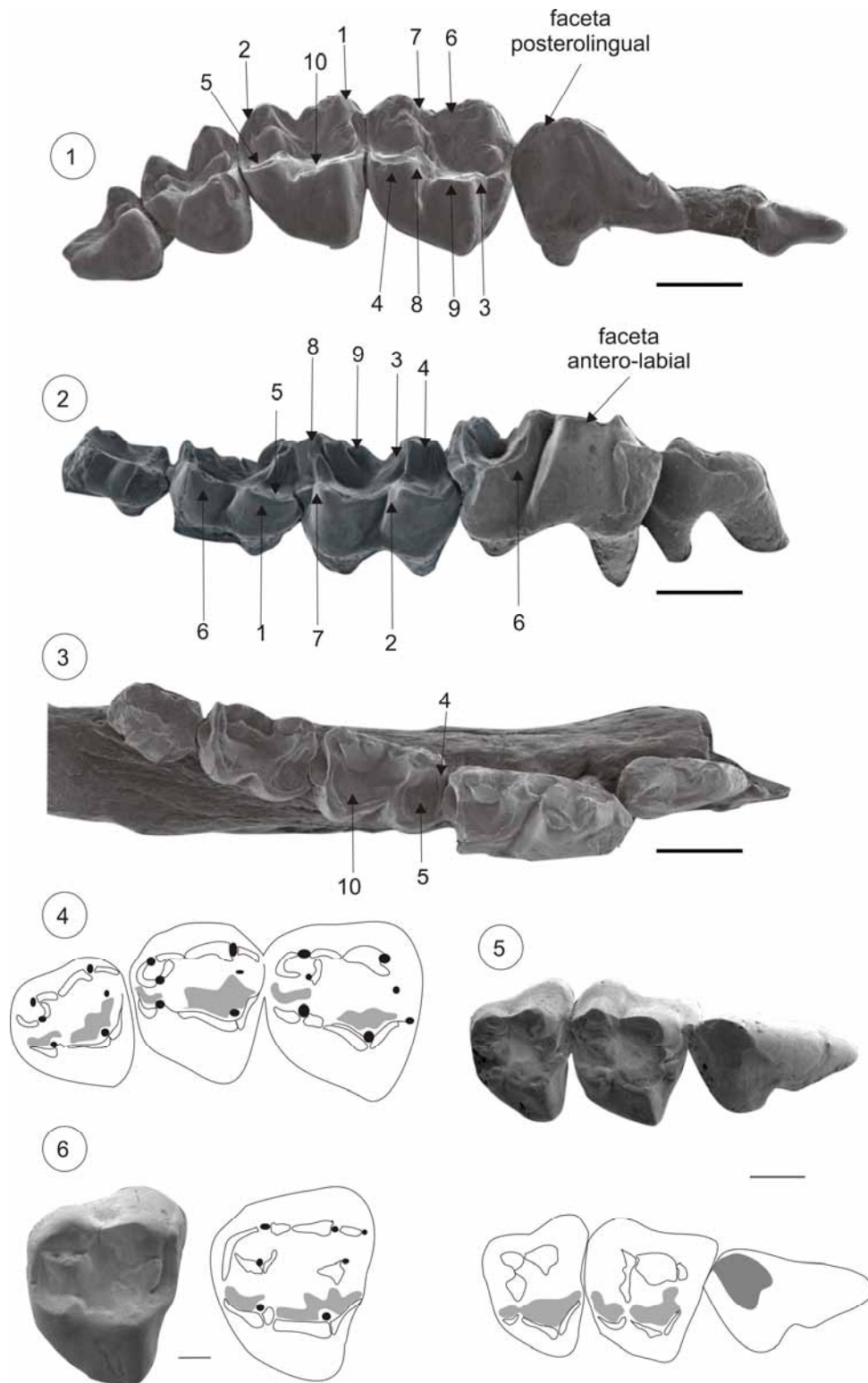




Figura 12.43. Especies de *Pilchenia*. 1-4. *P. lucina*. 1. Vista ocluso-lingual de los P2-M4 (MPEF-PV 5768). 2. Vista ocluso-lingual de los p3-m4 (AC 3110). 3. Vista oclusal del mismo espécimen. 4. Esquema de desgaste de los M1-3 del ejemplar MPEF-PV 5768). 5. *P. antiqua*. Vista oclusal de los P3-M2 (MPEF-PV 4490) y su esquema de desgaste. 6. *P. intermedia*. Vista oclusal de un M2 derecho (MPEF-PV 3836). Escala: 1 mm.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	R TRI/TAL	<sup>A</sup> TAL/TRI	L TAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RGA	PWA	
<i>P. antiqua</i>	TIN	0.13	71.88	28.13	53.62	46.38	2.56	0.86	0.14	1.39	1.13	NA	1.15	1.38	40	195.64
<i>P. intermedia</i>	CAN	0.11	63.79	36.21	53.23	46.77	1.76	0.88	0.08	1.12	1.21	NA	1.49	1.26	45	246.82
<i>P. boliviensis</i>	DES	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0.8	0.79	NA	NA	1.04	NA	765.3
<i>P. lucina</i>	DES	0.19	66.67	33.33	50	50	2	1	0.03	1.46	1.33	NA	1.49	1.43	46	322.78
Promedio		0.11	67.45	32.56	52.28	47.72	2.11	0.91	0.08	1.32	1.22		1.38	1.36	43.67	284.8*

Tabla 12.43. Variables de desgaste e índices morfométricos para las especies de *Pilchenia*. (\*) Valor de la mediana.

Las variables de desgaste son consistentes en el porcentaje de uso de la Fase II en todas las especies (Tabla 12.43). Las facetas de molienda equiparan o superan el 50 % del desgaste total. La faceta 5 es menos extensa que la 10, la cual representa la zona de molienda más importante. Las facetas de corte que no superan el 50 % del desgaste total están más desarrolladas en el margen bucal que en el lingual. La actividad bucal de corte está concentrada en las facetas que se disponen sobre las laderas de la StB (faceta 6) y de la StC+D (faceta 7). Esta última faceta se extiende en los molares superiores sobre la ladera posterior del metacono. La actividad lingual de corte está concentrada en la cresta posterior del metacónulo y anterior del metacónido (faceta 4), así como también sobre la cresta posterior del protocono y anterior del entocónido (faceta 9). Hay una diferencia en el uso de las facetas bucales entre *P. antiqua* y las restantes especies medidas: en esta última alcanzó valores mucho más elevados de facetas bucales (Tabla 12.43). Esta especie muestra, además, valores de relieve más altos que las restantes. El desgaste apical es bajo en todas las especies. Los valores de F1/F2 son inferiores a 1 y los de B/L inferiores a 3, sustentando ambos índices una hipótesis de dieta frugívora para las especies del género.

En función de las variables morfométricas y del análisis de desgaste aquí se estima una dieta principalmente frugívora para las especies de *Pilchenia*. Los relieves bajos, los ángulos también bajos de inclinación de la pared distal del trigónido, la expansión de los talónidos y la escasa angulosidad y moderada longitud de las crestas son rasgos morfológicos asociados al consumo de frutos jugosos y turgentes (baja resistencia inicial y alto índice de fragmentación). El análisis del desgaste molar es concordante, exhibiendo un predominio de las facetas de molienda por sobre las de corte y un escaso desgaste apical. Las estimaciones de tamaño corporal caen todas entre los percentiles de 0.25 y 0.75 de la frugivoría estricta (Tabla 11.8 y Fig. 11.14). En el caso particular de *P. antiqua*, que muestra un énfasis en las facetas bucales de corte y valores más elevados de relieve, la masa corporal estimada es menor. Esto puede indicar un consumo complementario de insectos, probablemente intermedios en dureza (2 o 3 en la escala de Freeman, 1981), teniendo en cuenta la combinación de talónidos bien expandidos, crestas moderadamente desarrolladas y el escaso desgaste apical.

PALAEOTHENTIDAE

*Carlothentes* Bown y Fleagle, 1993 (Deseadense)

*Carlothentes chubutensis*, única especie reconocida para el género, es sólo conocida por su dentición inferior. El p3 es relativamente grande, más largo que ancho y con una cresta postero-lingual marcada. El m1 es largo, tiene las cúspides del trigónido bien separadas y el metacónido retrasado respecto del protocónido. El talónido es ligeramente más ancho que el trigónido; el hipocónido es poco saliente y el entocónido forma una pared lingual del talónido. El m2 tiene el talónido ligeramente más ancho que el trigónido y tiene la entocrístida paralela al eje dentario. Las crestas son en general redondeadas y las cuencas amplias y poco profundas.

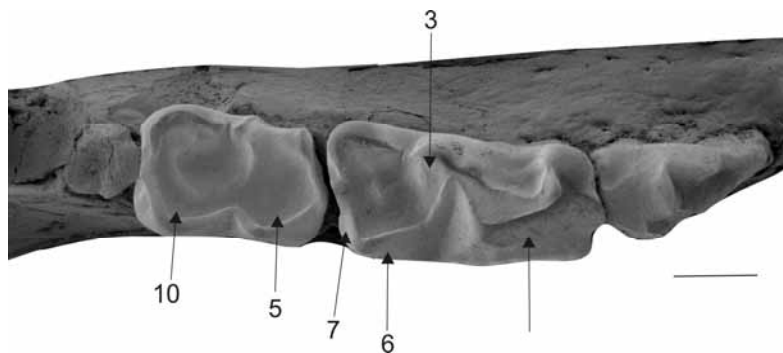


Figura 12.44. *Carlothentes chubutensis*. Vista oclusal de un fragmento mandibular con los p3-m2 y m4 completos (MACN 52-378). Escala: 2 mm.

Las únicas variables morfométricas susceptibles de ser medidas son aquellas que miden la compresión relativa del talónido y el relieve. *Carlothentes* muestra una ligera expansión del talónido respecto del trigónido (Tabla 12.44).

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	R TRI/TAL	A TAL/TRI	L TAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RGA	PWA	
<i>C. chubutensis</i>	DES	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0.13	1.24	1.20	NA	NA	1.37	NA	1129.32

Tabla 12.44. Variables de desgaste e índices morfométricos para *Carlothentes chubutensis*.

El desgaste no se ha cuantificado dado el deterioro del único ejemplar conocido. Sin embargo, la gran exposición de dentina en las cuencas del trigónido y el talónido del m2 indican una gran actividad de molienda en ambas áreas, por lo cual es probable que tanto la faceta 5 como la 10 hayan alcanzado una notable expresión en este género. Dada la robustez y gran tamaño del p3 y la expansión de los talónidos es posible que *Carlothentes* haya sido un animal adaptado al consumo de alimentos relativamente duros, que hayan requerido de un intenso trabajo de molienda y compresión en las cuencas. Alimentos con estas características son los frutos duros y secos, las semillas, los tubérculos y raíces y los insectos muy duros (Tabla 10.1). La evidencia morfológica presente no permite decidir por ninguno de los elementos dietarios mencionados. Sin embargo, la estimación de masa corporal resulta en un tamaño superior al kilogramo (Tabla 12.44), lo que permite descartar al menos algunas categorías

tróficas que deben haber sido metabólicamente insostenibles. El consumo exclusivo de insectos, aunque se da en mamíferos de tamaños incluso muy superiores al de *Carlothentes*, tiene su mediana alrededor de los 38 g (Tabla 11.8), de modo tal que es poco probable que esta haya sido la fuente exclusiva de nutrientes para esta especie de paucituberculado. Por las mismas razones, la granivoría también parece improbable, ya que la mediana está alrededor de los 43 g y el valor del percentil superior es 93g. En consecuencia, se infiere como más probable que *Carlothentes chubutensis* haya explotado un recurso compuesto tanto por frutos de consistencia variada como por insectos relativamente duros.

### ABDERITIDAE

#### ***Parabderites* Ameghino 1902 (Deseadense)**

*P. minusculus* es la única especie paleógena del género y es conocida por su dentición inferior. Esta especie exhibe una estructura cortante conformada por el p3 y el trigónido del m1. El p3 tiene tres crestas verticales que se disponen una anterior, otra posterior y otra medial. La porción distal de la corona del p3 se posiciona por debajo del trigónido del m1. El m1 tiene el trigónido comprimido lateralmente y transformado en una hoja cortante debido a la conexión de la preprotocrístida con la crístida anterior del paracónido. El talónido del m1 es ligeramente más ancho que el trigónido y forma una cuenca. A pesar del avanzado grado de desgaste del único ejemplar conocido de *P. minusculus*, se puede observar en los m2-3 que el trigónido está ligeramente comprimido en relación al talónido y tiene el metacónido desplazado levemente hacia adelante en relación al protocónido. Aunque *P. minusculus* difiere en algunos aspectos de la especie tipo del género, se puede suponer que algunos rasgos de la dentición inferior de *P. bicrispatus* deben haber caracterizado también la dentición sin desgaste de la especie aquí estudiada. La existencia de crestas transversales al eje dentario a modo de lófidios, presentes en la especie tipo, se pueden suponer en función de la forma y disposición de las lagunas de dentina. En *P. bicrispatus* (Fig 12.45) la faceta 9 sobre la ladera antero-medial del entocónido se conecta en la cuenca del talónido con la faceta 10 sobre la cara interna del hipocónido, la que a su vez es coalescente con la faceta bucal de corte 6 que se dispone sobre la crístida oblicua. En conjunto, las tres facetas constituyen un área de desgaste con forma de medialuna, tal como se observa en los m2-3 de *P. minusculus*. Sobre la cuenca del trigónido ocurre un proceso similar: la faceta lingual de corte 4 se une a la faceta 5 de molienda que, a su vez, se conecta con la faceta 1 en la cara labial del protocónido. Cuando se comparan los especímenes con similar grado de desgaste de ambas especies, la similitud es evidente (Fig. 12.45). *P. bicrispatus* exhibe un equilibrio relativo entre las actividades de molienda y corte sobre los molares posteriores (Tabla 12.45). Sin embargo, dado que las especies de este género poseen una estructura cortante (p3 + trigónido del m1) la función de corte está probablemente subestimada. El desgaste sobre el complejo cortante de *P. minusculus* ocurre sobre la cara lingual del mismo. No se observan lagunas planas de desgaste que evidencien fuerzas de compresión estrictamente ortales.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	R TRI/TAL	TAL/TRI <sup>A</sup>	TAL/TRI <sup>L</sup>	LPM/LPP	LC/LT	RGA	PWA	
<i>P. minusculus</i>	DES	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0.04	1.16	1.12	NA	NA	1.29	45	91.74
<i>P. bicrispatus</i>	COL*	0.16	41.18	58.82	39.29	60.71	0.70	1.55	0.05	1	0.99	NA	NA	1.11	57	507.90

Tabla 12.45. Variables de desgaste e índices morfométricos para las especies de *Parabderites*.

Las variables morfométricas pasibles de ser mensuradas en el material de *P. minusculus* muestran valores consistentes con la frugivoría/insectivoría. Los relieves son inferiores a 0.2, los valores de PWA inferiores a 60° y los valores de los índices de compresión del talónido son iguales o superiores a 1 (Tabla 12.45).

En función de las variables morfométricas y de las comparaciones, tanto en morfología como en desgaste, con la especie tipo del género, aquí se estima una dieta mixta basada en elementos duros y quebradizos (insectos, semillas o frutos secos) y en frutos de pericarpio grueso. Los primeros requieren de fuerzas de compresión elevadas para ser quebrados, las cuales deben haberse alcanzado mediante el uso del complejo cortante p3 + trigónido del m1. Una vez vencidas las resistencias iniciales, las fracturas proceden libremente debido al elevado índice de fragmentación de los alimentos duros y quebradizos. Del mismo modo los frutos con pericarpio grueso, una vez fragmentada la cubierta, no requieren de grandes fuerzas de compresión ya que su interior es poco resistente, de modo tal que una mínima fuerza basta para procesarlos. Estos alimentos debieron haber sido efectivamente fraccionados en las amplias cuencas de los molares posteriores, donde las cúspides linguales de los molares superiores pudieron haber actuado a la manera de una mano de mortero, comprimiendo y moliendo las partículas de alimento. Sobre esta base se estima que la dieta de *P. minusculus* estaba compuesta por insectos de dureza intermedia o elevada y por frutos de pericarpio grueso. El tamaño corporal es consistente con esta hipótesis dietaria, ya que la estimación de masa corporal para *P. minusculus* (Tabla 12.45) está dentro del rango de la insectivoría/frugivoría (Tabla 11.8).

Adicionalmente, es interesante notar la similitud existente entre la dentición molar de las especies de *Parabderites* y aquella de los marsupiales australianos de la familia Burramyidae (Phalangeriformes). La morfología simple de los molares con débiles lófos transversales y la existencia de un premolar o molar transformado en hoja cortante sugiere algún tipo de convergencia entre ambos taxones. La dieta de *Burramys parvus* está basada en polillas (Tipo 2, en la escala de Freeman, 1981) de las cuales se alimenta exclusivamente durante la estación reproductiva, además de de semillas (duras y quebradizas) y bayas (blandas y turgentes) hacia el final de la misma, cuando las hembras están prontas a dar a luz (Mansergh et al. 1990). En este contexto, la combinación en *Burramys* de herramientas especializadas para el corte y la ruptura (complejo cortante) y para la molienda (molares posteriores), parecen ser una vía de ampliación de las opciones tróficas que también puede aplicarse a las especies de *Parabderites*.

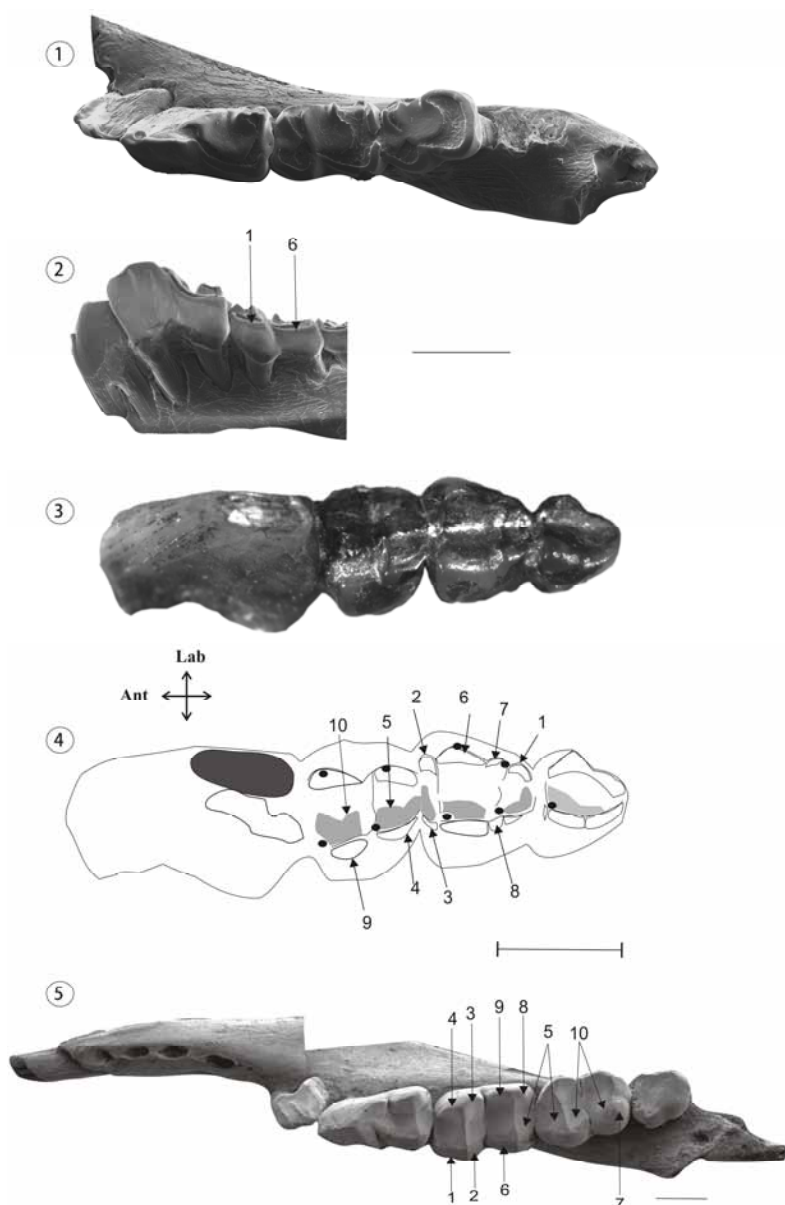


Figura 12.45. 1-2. *Parabderites minusculus*. 1. Vista oclusal de un fragmento mandibular con los p2-m2 (MACN A 52-380). 2. vista labial del mismo espécimen. 3-5. *P. bicrispatus*. Vista oclusal de los P3-M3 derechos (MLP 83-III-1-200). 4. Esquema de desgaste del mismo espécimen. 5. Vista oclusal de una rama mandibular con la serie molar completa (MPEF-PV 5834). Escala: 2 mm.

## AUSTRALIDELPHIA

### MICROBIOTHERIA

Los Microbiotheria exhiben un patrón de desgaste consistente con el patrón tribosfénico generalizado y, por lo tanto, con sus movimientos oclusales. Las facetas de desgaste apical generalmente se observan en mayor expresión sobre los ápices del metacono y el protocono en los molares superiores y del metacónido y el protocónido en los molares inferiores. Este desgaste es importante y sugiere fuerzas de compresión elevadas durante la etapa inicial de la masticación.

Aunque existe variabilidad en las distintas especies en cuanto al desarrollo relativo de las distintas facetas de desgaste, en general los microbioterios muestran un patrón global que caracteriza al grupo. La Fase I muestra un desarrollo más notable de las facetas bucales en relación a las linguales. Las facetas bucales 6 y 7 son las más extensas y la 1 y 2 están desarrolladas pero en menor medida. Las facetas linguales varían en extensión, siendo la 9 generalmente más extensa que la 3. La Fase II está representada por la faceta 10 que es muy extensa y abarca casi toda la superficie de oclusión del protocono y del hipocónido. En relación, las Fases I y II alcanzan un desarrollo equivalente, siendo la Fase II más importante en algunas especies.

La disposición y extensión de las facetas de desgaste sugiere movimientos oclusales similares a los inferidos para los metaterios que tienen un patrón tribosfénico generalizado.

#### MICROBIOTHERIIDAE

##### ***Khasia* Marshall y Muizón 1988 (Tiupampense)**

Los molares superiores de *Khasia cordillerensis* tienen las cúspides bajas y relativamente agudas, el protocono está ligeramente comprimido en sentido antero-posterior, los cónulos están presentes pero reducidos y la cuenca del triángulo es relativamente profunda. El paracono y el metacono son subiguales en altura, hay un cóngulo anterobasal que se extiende hasta la base de la StA y las cúspides estilares están reducidas en tamaño y número. Las crestas son relativamente angulosas, la centrocrista es recta, la postmetacrista es más larga que la preparacrista (Tabla 12.46) y esta última se extiende hasta la base de StA. Las crestas están moderadamente desarrolladas.

El análisis del macrodesgaste indica un predominio de la Fase I de corte por sobre la Fase II de molienda. Las facetas bucales están más desarrolladas que las linguales; el mayor desgaste sucede en la centrocrista (facetas 6 y 7). Adicionalmente, existe un notable desgaste circular en la cuenca del triángulo, justo a la altura de la centrocrista. La faceta de molienda sobre la cara interna del protocono es moderada y las facetas linguales a lo largo de la preprotocrista (faceta 3) y postprotocrista (faceta 9) son de también desarrollo moderado.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	R TRI/TAL	A TAL/TRI	L TAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RGA	PWA	
<i>K. cordillerensis</i>	TIU	0.32	76.47	23.53	26.09	73.91	3.25	2.83	NA	NA	NA	2.03	NA	NA	NA	41.56

Tabla 12.46. Variables de desgaste e índices morfométricos para *Khasia cordillerensis*.

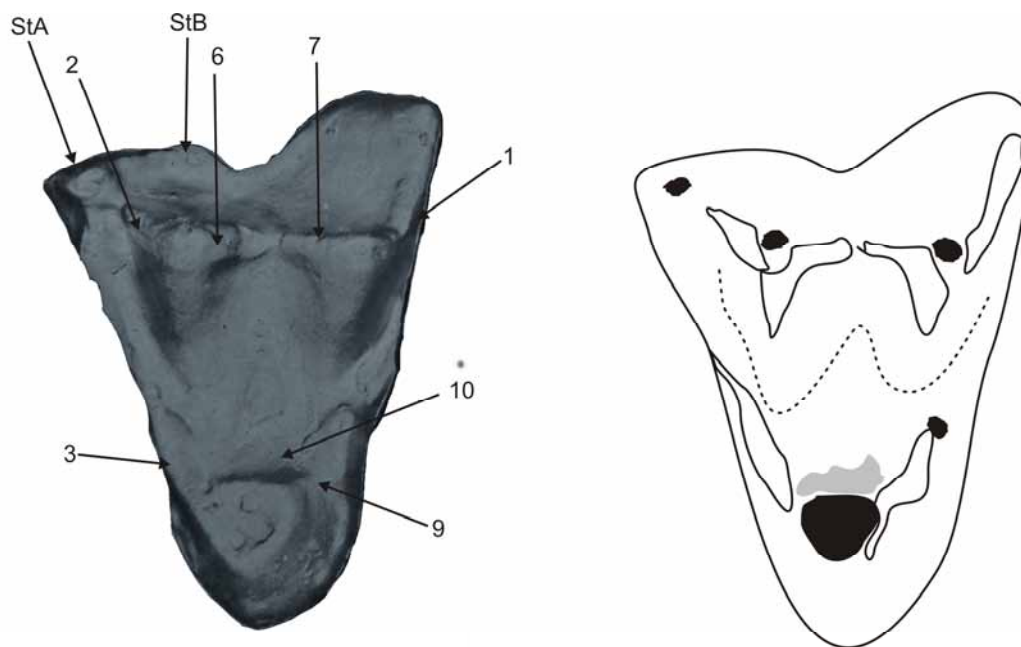


Figura 12.46. *Khasia cordillerensis*. Vista oclusal de un M4 izquierdo (YPFB Pal 6133) y el esquema de desgaste. Escala: 1 mm.

La morfología general de los molares superiores de *Khasia* y el resultado del desgaste permiten inferir una dieta basada en insectos de dureza intermedia o alta (Tipo 3 a 5 en la escala de Freeman, 1981). Aunque aquí no se han analizado los molares inferiores de esta especie, estudios previos (Marshall y Muizon, 1988; Muizon, 1991) mencionan que los talónidos de esta especie son más anchos que los trigónidos y son profundos, con el entocónido cerrando la cuenca por su borde lingual. Teniendo en cuenta que los insectívoros comedores de insectos duros presentan talónidos expandidos y longitudes moderadas de las crestas, aquí se establece que probablemente la dieta de *K. cordillerensis* haya estado compuesta primordialmente por insectos de dureza intermedia o alta. La masa corporal estimada para *K. cordillerensis* es consistente con la insectivoría estricta, hallándose muy cerca de la mediana para esta categoría (Tabla 11.8).

#### ***Mirandatherium*** Paula Couto 1952 (Itaboraiense)

La serie antemolar de *Mirandatherium alipioi* es conocida por los p2-3 que son dientes unicuspidados, comprimidos lateralmente y con un pequeño talónido que se conecta a la cúspide mayor por una débil cresta. En vista oclusal los molares inferiores presentan las cúspides relativamente globosas, las crestas moderadamente desarrolladas y la cuenca del talónido poco profunda. Los talónidos están comprimidos en largo pero no en área, ya que tienen un ancho similar al del trigónido. Los relieves entre el trigónido y el talónido son intermedios, siendo el protocónido la cúspide más alta del trigónido y el entocónido la cúspide más alta del talónido. Esta última cúspide forma una pared que cierra la cuenca del talónido por su margen lingual.

Las variables morfométricas son consistentes con una dieta insectívora basada primordialmente en insectos duros. El índice de relieve es superior a 0.2, el PWA es inferior a  $70^\circ$ , los talónidos están comprimidos en longitud ( $LTAL/TRI < 1$ ) pero no en superficie ( $ATAL/TRI > 1$ ) y la longitud relativa de las crestas es levemente superior a 1.5 (Tabla 12.47).

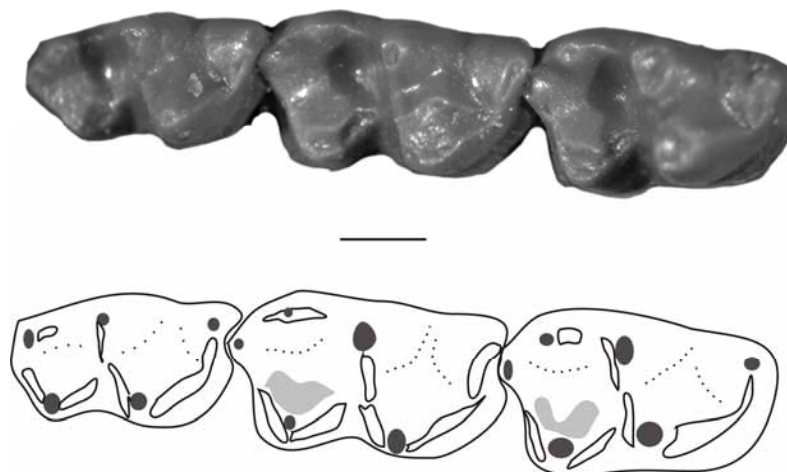


Figura 13.49. *Mirandatherium alipioi*. Vista oclusal de los m2-4 (DGM 361) y su esquema de desgaste. Escala: 1 mm.

El análisis del macrodesgaste muestra un predominio de la Fase I de corte pero la Fase II de molienda es también importante, alcanzando un 32% del total de desgaste (Tabla 12.47). El desgaste de corte está dominado por las facetas bucales, siendo las más importantes la 1 y la 7, desarrolladas a lo largo de la paracrístida y de la posthipocrístida respectivamente. El desgaste lingual ocurre sobre la cara anterior del entocónido (faceta 9) y la cara posterior del metacónido aunque en menor medida (faceta 3). El desgaste apical es intermedio y es especialmente notable sobre los ápices del protocónido e hipocónido. En conjunto, las variables de desgaste denotan una concentración de las fuerzas masticatorias en la etapa inicial de pinchado y rotura y durante la Fase I bucal de corte. El índice B/L es superior a 3 y el F1/F2 es inferior a 3 (Tabla 12.47).

*Mirandatherium alipioi* presenta las características básicas asociadas al consumo de alimentos duros y quebradizos: desgaste apical intermedio, moderada longitud relativa de las crestas, talónidos expandidos con respecto al trigónido, ángulos de inclinación inferiores a  $70^\circ$  en la pared distal del trigónido y valores de F1/F2 menores a 3. Los índices B/L y el LC/LT son ligeramente superiores a los valores de los insectívoros durófagos. En función de las variables mencionadas y teniendo en cuenta que la masa corporal estimada está dentro del rango delimitado por los cuartiles de los insectívoros estrictos, aquí se estima que *M. alipioi* tuvo una dieta basada principalmente en insectos duros.



ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	R TRI/TAL	TAL/TRI <sup>A</sup>	TAL/TRI <sup>L</sup>	LPM/LPP	LC/LT	RG	PWA	
<i>M. allipioi</i>	ITA	0.25	77.78	22.2	32.50	67.50	3.50	2.08	0.30	1.02	0.70	NA	1.51	0.82	58	162.97

Tabla 12.47. Variables de desgaste e índices morfométricos para *Mirandatherium alipioi*.

***Marambiotherium*** Goin Case Woodburne Vizcaíno y Reguero 1999 (Fauna de la Fm La Meseta)

La morfología de los molares inferiores de *Marambiotherium glacialis*, la única especie conocida de este género, es conocida por un m4 completo pero gastado y por los alvéolos del m3. El protocónido es la cúspide más alta del trigónido, el paracónido es bajo y el metacónido es claramente lingual al protocónido, de manera que la postprotocrístida es transversal al eje dentario. El talónido está comprimido en superficie y longitud, el hipocónido es bajo y menos notorio que el entocónido, no es saliente y el talónido forma una cuenca poco profunda. El entocónido está comprimido anteroposteriormente. El m4 está reducido con respecto al m3, como en todos los microbiotéridos.

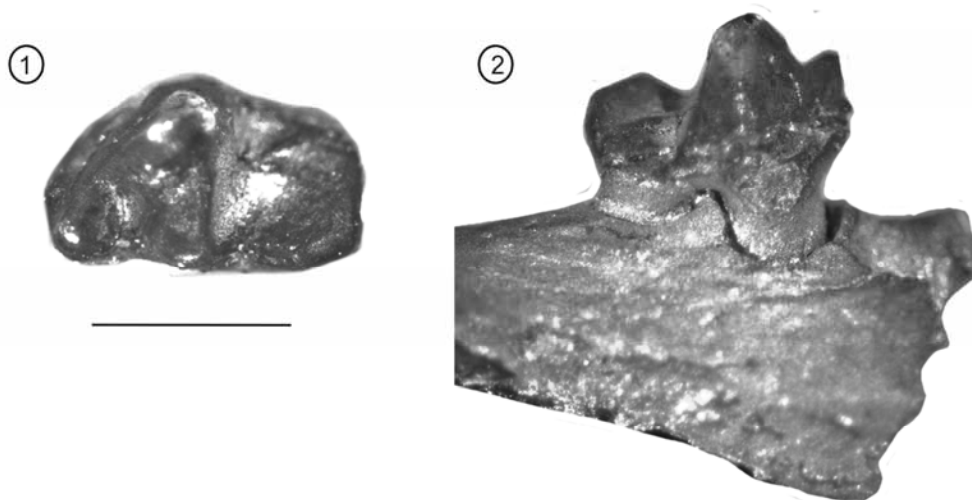


Figura 12.48. *Marambiotherium glacialis*. 1. Vista oclusal de un m4 izquierdo (MLP 95-I-10-1, tipo). 2 vista labial del mismo ejemplar. Escala: 1 mm.

Los índices morfométricos son consistentes con una dieta insectívora. El valor del índice de relieve es superior a 0.2 y el PWA es ligeramente inferior a 70°. Aunque los índices de compresión del talónido son notablemente inferiores a 1, tales valores están dados porque el ejemplar sobre el cual se tomaron las medidas es un m4; estos dientes tienen, normalmente, el talónido más comprimido que los restantes molares. De todas maneras, dado que este género es morfológicamente similar a *Mirandatherium*, es probable que los índices de compresión arrojen valores cercanos a 1 para el área y ligeramente inferiores a 1 para la longitud. La longitud relativa de las crestas es inferior a 1.5.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI /TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RG	PWA	
<i>M. glacialis</i>	SAPO	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0.37	0.5	0.66	NA	1.25	0.71	67	73.08

Tabla 12.48. Variables de desgaste e índices morfométricos para *Marambiotherium glacialis*.

En función de los índices morfológicos se estima una dieta insectívora durófaga como la más probable para *M. glacialis*. La determinación de la durogafia está basada en el valor inferior a 70° de la inclinación del trigónido y en la longitud relativa de las crestas inferiores a 1.5. El tamaño corporal es consistente con esta asignación dietaria, quedando el valor de masa corporal estimado dentro del rango para los insectívoros estrictos (Fig. 11.14 y Tabla 11.8).

***Eomicrobiotherium* Marshall 1982c (Barranquense-fauna de Paso del Sapo)**

Las especies de este género se conocen por su dentición premolo-molar inferior. El p3 es un diente de altura similar al m1 pero ligeramente más corto y porta un talónido postero basal. El m1 es más corto que los m2-3 y estos son subiguales en longitud. El ancho es similar en toda la serie molar excepto en el m4 que es más estrecho. En los m1-3 los talónidos son más anchos que los trigónidos, el protocónido es la cúspide más alta del trigónido y el paracónido es mucho más pequeño que el metacónido. El metacónido está ligeramente desplazado con respecto al protocónido.

Los índices morfométricos son, en todas las especies, consistentes con la insectivoría. Los relieves entre el trigónido y el talónido son superiores a 0.2, los PWA son iguales o levemente inferiores a 70°, los talónidos están comprimidos en longitud y son arealmente equivalentes al trigónido con valores del índice cercanos a 1. Los valores de LC/LT son superiores a 1.

El análisis del macrodesgaste exhibe valores elevados de las facetas bucales (>80%) de las cuales la 6 y la 7 son las facetas más extensas. Las facetas 1 y 2 están bien desarrolladas también y las facetas linguales 3 y 9 son menos importantes. La Fase II está bien desarrollada con valores cercanos al 40% (Tabla 12.49). La faceta 10 es la única faceta de molienda y se desarrolla sobre la cara interna del hipocónido, extendiéndose posteriormente hasta el hipoconúlido. El valor del índice B/L es notablemente alto y se encuentra en el rango de los insectívoros comedores de insectos blandos. El valor del índice F1/F2 es ligeramente superior a 1. El desgaste apical es bajo.

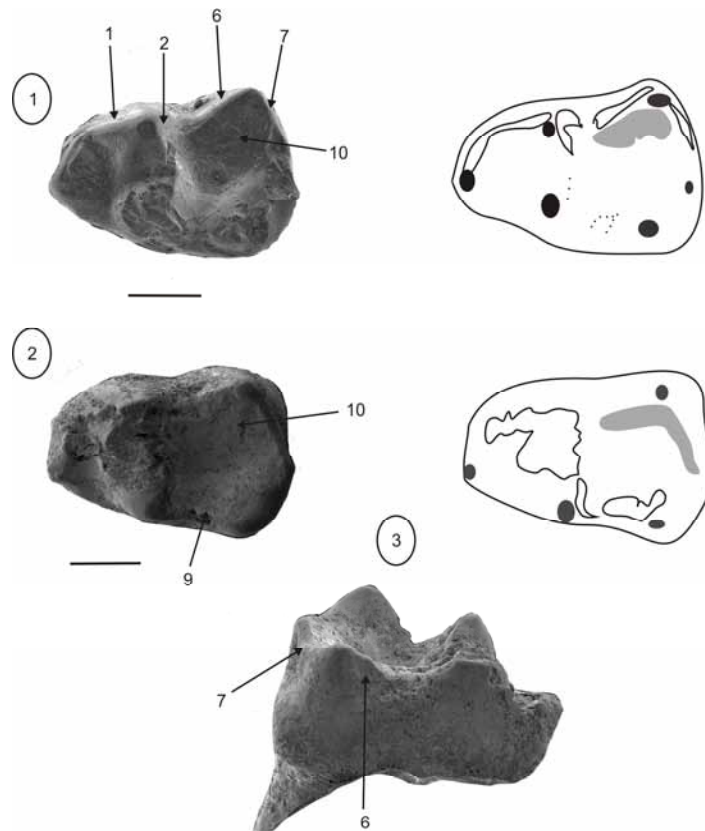


Figura 12.49. *Eomicrobiotherium*. 1. *E. sp.* Vista oclusal de un m2 asilado (LIEB-PV 1040). 2. *E. matutinum*. Vista oclusal de un m1 (MPEF-PV 4369, holotipo). Escala: 1 mm.

En función de las variables morfométricas y de desgaste se estima una dieta basada en insectos blandos y probablemente en frutos turgentes. La durofagia dentro de la insectivoría se descarta porque el desgaste apical es bajo y por los valores muy elevados del índice B/L. Las estimaciones de tamaño corporal para las distintas especies están dentro de los valores corrientes para los insectívoros estrictos y por encima de los valores mínimos para los insectívoro/frugívoros (Tabla 11.8).

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTR I/TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	
<i>E. sp.</i>	SAPO	0.09	80.00	20.00	37.50	62.50	4.00	1.67	0.36	0.93	0.76	NA	1.29	0.94	68	32.15
<i>E. gaudryi</i>	BAR	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0.21	0.94	0.75	NA	1.54	0.94	71	28.61
<i>E. matutinum</i>	TIN	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0.25	1.16	0.93	NA	NA	1.07	65	54.44

Tabla 12.49. Variables de desgaste e índices morfométricos para las especies de *Eomicrobiotherium*.

#### ***Kirutherium*** Goin y Candela 2004 (?Mustersense)

La única especie conocida del género, *K. paititiensis*, es conocida por un molar superior aislado y parcialmente roto. Al holotipo le falta gran parte de la plataforma estilar y una parte importante de la preparacrista. No se observan cúspides estilares en la porción preservada de la plataforma estilar. El extremo posterolabial se ha preservado casi en su totalidad, por lo que la postmetacrista está casi completa. El paracono y el metacono son subiguales en altura y están bien separados uno de otro. La centrocrista es recta, el protocono amplio y forma una cuenca del trigono también amplia y profunda. Los cónulos son vestigiales y están parcialmente fusionados con las crestas del protocono.

El análisis del macrodesgaste se puede llevar a cabo sólo parcialmente, ya que faltan partes de la preparacrista y la postmetacrista por lo que las facetas 1 y 2 están preservadas parcialmente. Sin embargo, los resultados indican un predominio de la Fase I de corte que representa el 62% del desgaste total, un valor que debe haber sido ligeramente superior teniendo en cuenta las porciones faltantes del diente. Con respecto a las facetas bucales, las mismas conforman 58 % del desgaste total. Este valor debe haber sido ligeramente superior, teniendo en cuenta que las facetas 1 y 2 están subpreservadas. Aunque la actividad bucal de corte predomina sobre la lingual, esta última alcanza un despliegue superior al resto de los *Microbiotheriidae*, que en general oscila alrededor del 70%. Con respecto a las facetas de molienda, las mismas están bien desarrolladas como en el resto de los microbiotéridos, oscilando alrededor del 60% de desgaste en la Fase II. El desgaste apical es moderado.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTR I/TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	
<i>K. paititiensis</i>	MUS	0.15	57.8	42.2	38.2	61.8	1.36	1.61	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	7.83

Tabla 12.50. Variables de desgaste e índices morfométricos para *Kirutherium paititiensis*.

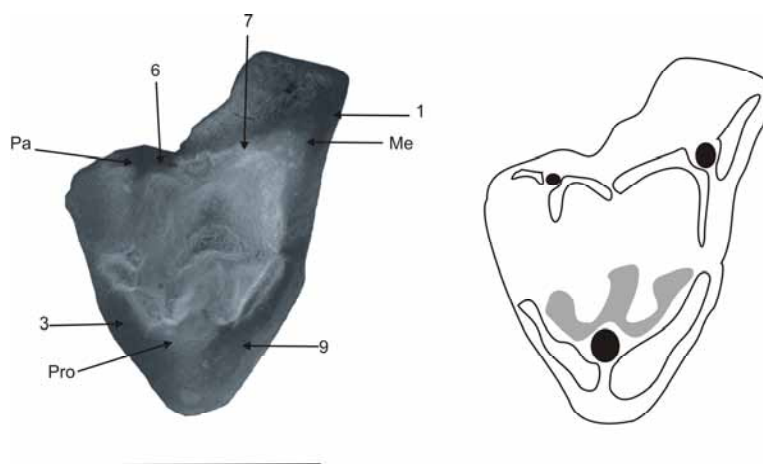


Figura 12.50. *Kirutherium paititiensis*. Vista oclusal de un M3 aislado y su esquema de desgaste (LACM 140620). Escala: 1 mm.

Los valores de los índices B/L y F1/F2 son ligeramente superiores a 1. Comparando estos valores con los de la Tabla 12.6 y teniendo en cuenta la masa corporal estimada que se encuentra en el rango de los insectívoros estrictos (Tabla 12.50) aquí se estima una dieta basada probablemente en insectos de dureza intermedia a elevada.

#### ***Microbiotherium* Ameghino 1887 (Tinguiririquense-Santacrucense)**

Si bien los representantes de este género son abundantes en el Neógeno (e.g., edades Colhuehuapense y Santacrucense), ha sido reconocida una especie indeterminada procedente de niveles de edad tinguiririquense de Gran Barranca. La dentición inferior de la misma es conocida por la serie canino-molar. Los caninos están implantados perpendicularmente en la mandíbula y los premolares están

comprimidos lateralmente. Los molares tienen los talónidos más anchos que los trigónidos (m1-3), el protocónido es la cúspide más alta del trigónido y está enfrentado con el metacónido; el paracónido es de posición lingual y más pequeño que el metacónido. El hipocónido es amplio, saliente y de menor altura que el entocónido. Las crestas más largas de los molares son las del talónido y los relieves entre el trigónido y talónido son bajos. El m4 está reducido en todas sus dimensiones con respecto a los restantes molares.

Los resultados de los índices morfométricos son consistentes con una dieta frugívoro-insectívora para la especie indeterminada de *Microbiotherium* aquí analizada. El valor del relieve entre el trigónido y el talónido es inferior a 0.2, los talónidos son arealmente equivalentes a los trigónidos ( $ATAL/ATRI \approx 1$ ) y ligeramente comprimidos en longitud ( $LTAL/LTRI < 1$ ). El valor de  $LC/LT$  es ligeramente superior a 1.

El análisis del macrodesgaste muestra un notable despliegue de las facetas de molienda que equivalen al 50% del desgaste total. La faceta 10 sobre la cara interna del hipocónido se extiende posteriormente hasta el hipoconúlido y anteriormente hasta la base del protocónido. Con respecto a las facetas de corte, aquellas de la Fase I bucal son más extensas. Las facetas bucales más desarrolladas son las 6 y 7 a lo largo de las crestas del hipocónido. Las facetas linguales 3 y 9 son equivalentes en extensión. El desgaste apical es relativamente alto. Los índices de desgaste son consistentes con la frugivoría, mostrando valores de  $F1/F2$  ligeramente inferiores a 1 y de  $B/L$  inferiores a 3 (Tabla 12.51).

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI /TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	
<i>M. sp.</i>	TIN	0.24	73.33	26.67	51.61	48.39	2.75	0.94	0.15	0.98	0.75	NA	1.06	0.92	68	27.32

Tabla 12.51. Variables de desgaste e índices morfométricos para *Microbiotherium sp.*

Las variables morfométricas y de desgaste son consistentes con una dieta compuesta principalmente por frutos turgentes de resistencia inicial moderada. La insectivoría como dieta complementaria está basada fundamentalmente en los valores de PWA superiores a 40° (ver Tabla 11.6) y en la masa corporal estimada para la especie de la edad Tinguiririquense que se encuentra por debajo del cuartil inferior de los frugívoros estrictos (Tabla 11.8).

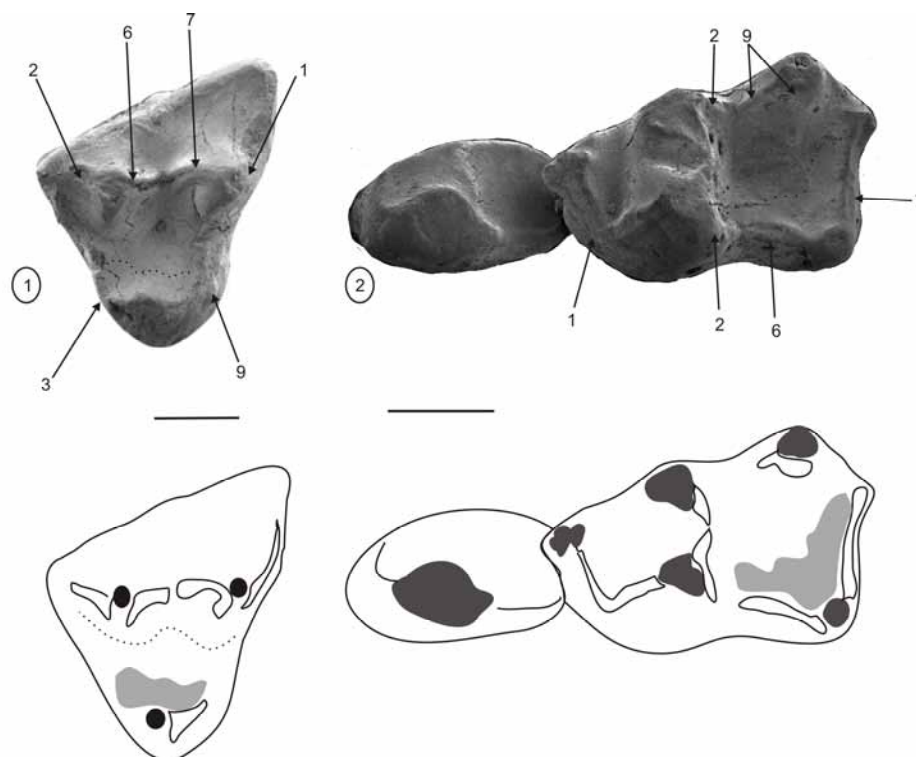


Figura 12.51. *Microbiotherium* sp. 1. vista oclusal de un M1 derecho (MPEF-PV 4362). 2. Vista oclusal de los p3-m1 izquierdos (MPEF-PV 4366). Escala: 1 mm.

#### *Clenia* Ameghino 1904 (Tinguiririquense-Colhuehuapense)

Este género, también con representantes mejor conocidos para el Neógeno, cuenta con una especie de edad Tinguiririquense: *Clenia brevis*. La especie muestra los molares inferiores con el trigónido comprimido lateralmente con respecto al talónido. El protocónido es la cúspide más alta del trigónido y el paracónido es pequeño y de posición medial. El metacónido está ligeramente desplazado hacia atrás respecto del protocónido. El talónido es amplio y superficial, el hipocónido es grande y levemente saliente y el entocónido alto y robusto. Las crestas más extensas del diente son las del hipocónido. Los molares superiores tienen la plataforma estilar reducida; las cúspides estilares se restringen a la StB y la StD, muy pequeñas, y a la StA que constituye la esquina anterolabial del diente y que se conecta con el paracono mediante la preparacrista. El paracono y metacono tienen tamaños similares y el protocono es una cúspide amplia. La centrocrista es recta, la preparacrista y la postmetacrista son casi equivalentes en longitud. La cuenca del trígono es poco profunda, el metacónulo está presente pero es muy reducido; finalmente, se aprecia un notable cingulo anterobasal.

Los índices morfométricos alcanzan valores similares a los de los frugívoros-insectívoros (Tabla 11.6). El relieve entre el trigónido y el talónido es inferior a 0.2, el PWA es inferior a 70°, los talónidos están expandidos arealmente con valores del índice superiores a 1 y, en longitud, son equivalentes al trigónido ( $LTAL/LTRI \approx 1$ ). El índice de  $LC/LT$  es superior a 1 (Tabla 12.52).

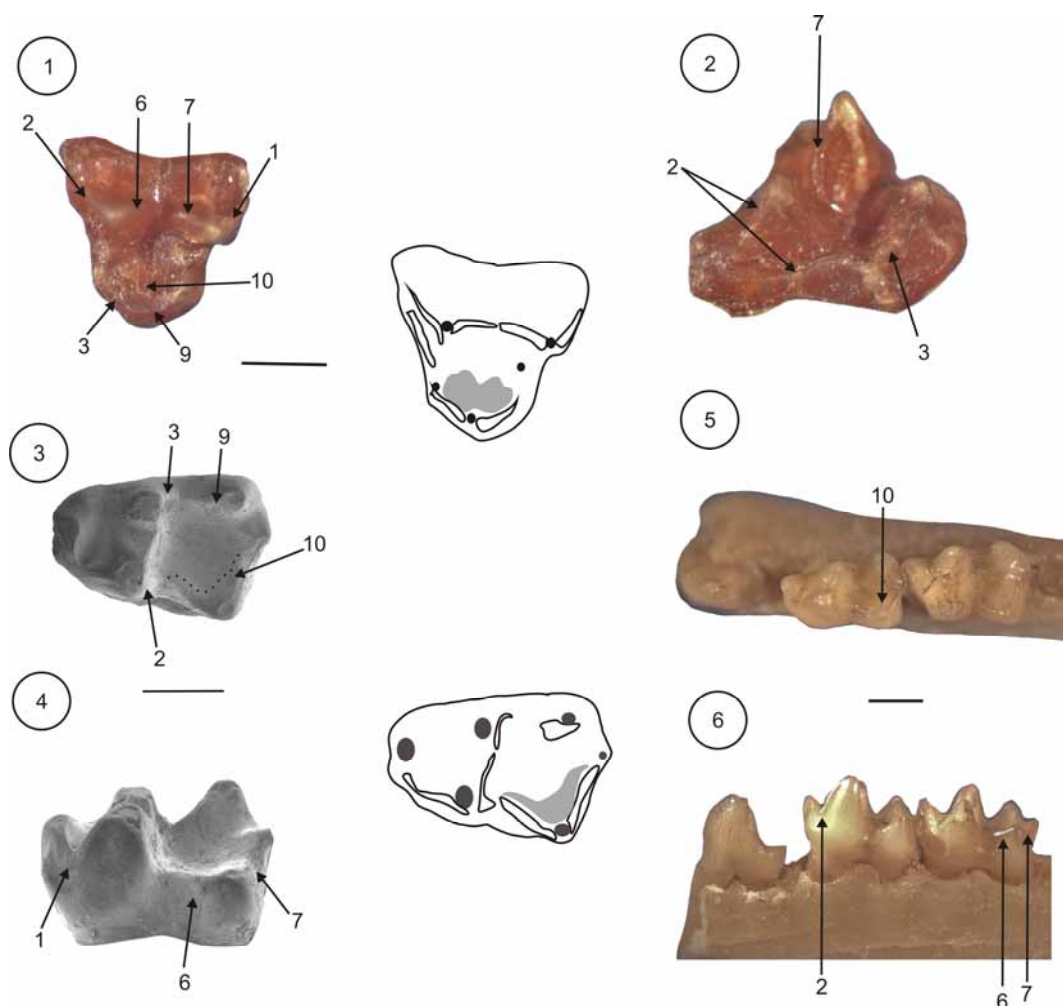


Figura 12.52. *Clenia brevis*. 1-2. Vista oclusal y anterolingual de un M2 (MPEF-PV 6028). 3-4. Vista oclusal y labial de un m1 izquierdo (MPEF-PV 4368). 5-6. Vistas oclusal y labial de un fragmento mandibular con los p3-m2 completos (MPEF-PV 4750). Escala: 1 mm.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	R TRI/TAL	A TAL/TRI	L TAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RGA	PWA	
<i>Clenia brevis</i>	TIN	0.25	80.00	20.00	52.38	47.62	4.00	0.91	0.07	1.21	0.98	1.36	1.27	1.15	67	48.44

Tabla 12.52. Variables de desgaste e índices morfométricos para *Clenia brevis*.

El análisis del macrodesgaste muestra un leve predominio de las facetas de molienda por sobre las de corte (Tabla 12.52). La faceta 10 es la única desarrollada y se extiende ampliamente sobre la cara interna de hipocónido. Las facetas de corte más importantes son las bucales (80%) siendo la 6 y la 7 las más extensas del lado bucal. Las facetas linguales están desarrolladas siendo la 9 más importante que la 3. El desgaste apical es elevado. Los valores de los índices son indicativos de frugivoría/insectivoría. El valor de F1/F2 cae dentro del rango esperado para frugívoros y el B/L se encuentra en el rango de los insectívoros no-durófagos.

En función de las variables morfométricas y de desgaste, se estima aquí una dieta frugívora e insectívora. Los frutos deben haber sido de consistencia blanda aunque con el pericarpio engrosado, al que se le atribuye en parte el elevado desgaste apical observado. En cuanto a los insectos consumidos, el

índice B/L sugiere la depredación sobre invertebrados de dureza baja. Sin embargo, la expansión de los talónidos y la longitud relativa de las crestas son indicativas del procesamiento de insectos de dureza más elevada. Los valores de PWA son más bajos que aquellos de los insectívoros no durófagos. Estos valores contradictorios no permiten alcanzar una conclusión definitiva sobre el nivel de dureza de los invertebrados depredados por esta especie; sin embargo, puede establecerse que la combinación de caracteres morfológicos que originan los valores de los índices le habría permitido a *C. brevis* depredar sobre invertebrados de dureza variada. El tamaño corporal está dentro del rango de variación de la insectivoría estricta y mixta (Tabla 11.8 y Fig. 11.14).

#### WOODBURNODONTIDAE

***Woodburnodon*** Goin Zimicz Reguero Santillana Marensi y Moly (Fauna de la Fm La Meseta)

Este género es conocido por un molar superior aislado, de rasgos braquidontes y bunodontes. La plataforma estilar está poco desarrollada y porta todas las cúspides estilares a excepción de la StE. El protocono es amplio y el metacono es la cúspide más alta del diente. Las crestas están muy gastadas aunque, a juzgar por los escasos fragmentos preservados, debieron haber sido poco angulosas. La centrocrista es recta, la preparacrista es corta y está orientada perpendicularmente al eje molar y la postmetacrista es proporcionalmente más larga (Tabla 12.53).

Aunque el único espécimen conocido está muy gastado y parcialmente roto, se pueden hacer algunas consideraciones sobre el macrodesgaste de esta especie. La extensión de la faceta de molienda sobre la cara interna del protocono se puede visualizar más allá de la laguna de dentina. Hay una región de leve desgaste circular en la cuenca del triángulo, justo a la altura de la centrocrista, que indica fuerzas compresivas relativamente elevadas durante la oclusión céntrica.

Las facetas de corte están escasamente preservadas. Se pueden observar, sin embargo, la faceta 2 sobre la región más lingual de la preparacrista y las facetas 6 y 7 sobre las laderas posterior del paracono y anterior del metacono respectivamente. El desgaste apical debió haber sido intenso, tal como lo sugieren las superficies planas sobre los ápices del paracono y metacono y sobre la porción más labial de la cuenca del triángulo.



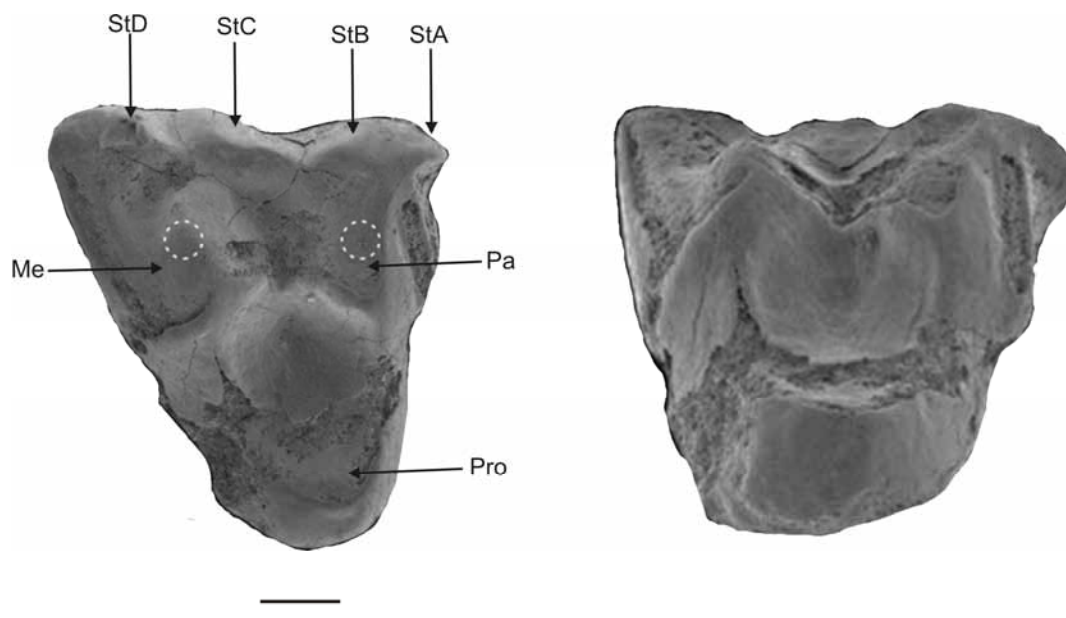


Figura 12.53. *Woodburnodon casei*. Vista oclusal y ocluso-lingual de un M2 o M3 derecho aislado (MLP 04-III-1-2, tipo). Escala: 1 mm.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI /TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	
<i>W. casei</i>	SAPO	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	1.61	NA	NA	NA	1167.98

Tabla 12.53. Variables de desgaste e índices morfométricos para *Woodburnodon casei*.

La morfología general y la escasa información que se puede extraer del desgaste sugieren que *W. casei* fue un frugívoro. Sin embargo, la evidencia hasta el momento disponible no permite asegurar con certeza cuáles fueron las características mecánicas de los frutos consumidos por esta especie. Es probable que la resistencia inicial fuera relativamente elevada, dada la evidencia de desgaste apical alto. La estimación de masa corporal es consistente con hábitos frugívoros ya que cae en el rango delimitado por los cuartiles inferior y superior de esta categoría (Tabla 11.8).

#### **Woodburnodontidae** gen nov. (Itaboraiense)

Los molares superiores de este nuevo género aún no descripto, incluyendo tres nuevas especies, todas procedentes de niveles de la Fm Las Flores, son braquiodontes y bunodontes. La plataforma estilar está moderadamente desarrollada y porta un número variable (dependiendo del locus molar) de cúspides estilares, de las cuales la StB es la más voluminosa. El metacono es la cúspide más alta del trigono, el protocono es grande, la cuenca del trigono amplia y poco profunda. La centrocrista es recta, la preparacrista es ligeramente más corta que la centrocrista y ambas tienen escasa longitud. Los molares inferiores son robustos, las cúspides voluminosas y la cuenca del talónido es amplia y poco profunda. Los relieves entre el trigónido y talónido son bajos y el ángulo de la pared distal del trigónido es intermedio. El protocónido es la cúspide más alta del trigónido y el paracónido se dispone en el margen lingual del diente. En el talónido, el hipocónido es una cúspide voluminosa con sus crestas anterior

(crístida oblicua) y posterior (posthipocrístida) formando un ángulo relativamente agudo. El entocónido es la cúspide más alta del talónido y forma una pared que cierra la cuenca del talónido por su margen lingual. El hipoconúlido se halla pegado a este último en su parte distal.

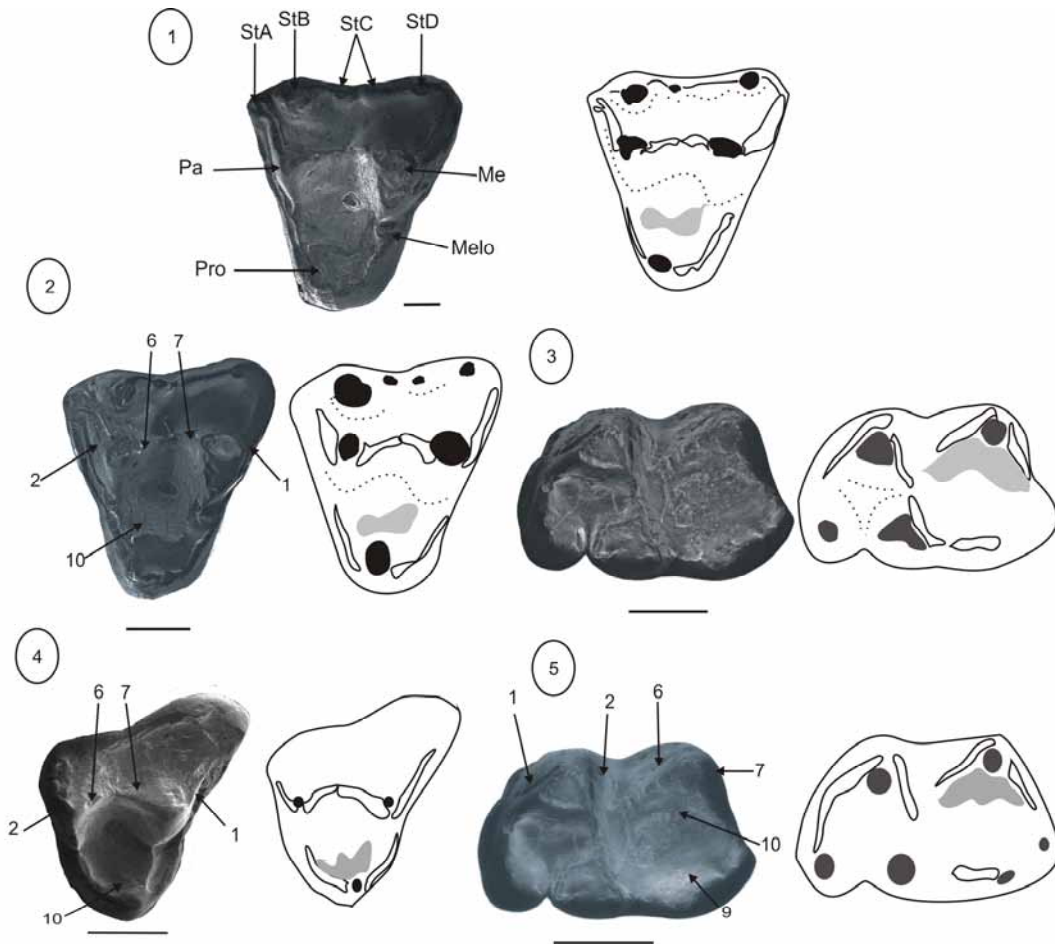


Figura 12.54. *Woodburnodontidae* gen nov. 1. Vista oclusal de un M3 derecho aislado con la nomenclatura cuspidal (MLP 90-II-5-187). 2. Un M3 derecho aislado en vista oclusal (MLP 90-II-5-188). 3. Vista oclusal de un m2 derecho en vista oclusal (MLP 90-II-5-119). 4. Un M4 derecho en vista oclusal (MLP 90-II-5-104). 5. Un m2 en vista oclusal (MLP 90-II-5-173). Escala: 1 mm.

Los índices morfométricos son indicativos de hábitos insectívoro/frugívoros. Los relieves son inferiores a 0.2, los PWA inferiores a 70°, los talónidos están expandidos y los valores de los índices son superiores a 1 en todas las especies; finalmente, la longitud relativa de las crestas está en el rango de la insectivoría/frugivoría con valores superiores a 1 e incluso 1.5 (Tabla 12.54).

Las variables de desgaste indican un equilibrio relativo entre ambas fases masticatorias. La Fase I alcanza en promedio un 57.58 % y las facetas bucales están notablemente más desarrolladas que las linguales alcanzando en promedio un 76.61 % del total de las facetas de corte (Tabla 12.54). El desgaste apical es moderado y se localiza en los molares superiores tanto en las cúspides del trígono como en las estilares más grandes (StB y StD). En la cuenca del trígono, justo donde se unen la postparacrista con la premetacrista, se observa en casi todos los especímenes un área de desgaste circular que evidencia

fuerzas compresivas notables. Los valores de los índices de desgaste son consistentes con la insectivoría/frugivoría. El valor de F1/F2 es inferior a 3 en todas las especies mientras que el de B/L es variable siendo superior a 3 en *gen.et sp. nov. 1* y *gen. et sp. nov. 2*, e inferior a este valor en *gen. et sp. nov.3*.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI /TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	
<i>Sp. 1</i>	ITA	0.24	78.85	21.15	45.83	54.17	3.73	1.18	0.13	1.12	1.07	1.42	1.58	1.19	60	482.04
<i>Sp. 2</i>	ITA	0.26	76.67	23.33	41.75	58.25	3.29	1.40	0.15	1.13	1.06	1.62	1.40	1.40	63	142.82
<i>Sp. 3</i>	ITA	0.21	74.3	25.7	39.68	60.32	2.89	1.52	0.09	1.04	1.01	1.59	1.24	1.14	56	209.59
<i>Promedio</i>		0.24	76.61	23.39	42.42	57.58	3.30	1.37	0.12	1.10	1.05	1.54	1.41	1.24	59.67	209.59

Tabla 12.54. Variables de desgaste e índices morfométricos para *Woodburnodontidae gen. et spp. nov.*

Tanto las variables morfométricas como el resultado del análisis de desgaste indican una dieta basada en alimentos con resistencias iniciales elevadas que requerían de fuerzas de compresión importantes; esto se evidencia en el desgaste apical sobre los ápices de las cúspides y la cuenca del trigono. Las longitudes relativas de las crestas no son muy importantes, los relieves son bajos, y la cuenca del talónido no está muy expandida en relación al trigónido. El énfasis en las facetas bucales de corte implica una concentración de la actividad de corte durante la etapa de máximo poder masticatorio. Esto significa que la actividad posterior durante el ciclo masticatorio estuvo enfocada en la molienda de las partículas ya divididas. Para que esto pudiera ocurrir, el alimento que presenta resistencias iniciales elevadas debió tener tener, adicionalmente, un elevado índice de fragmentación que no requería demasiado trabajo de corte posterior a la Fase I bucal. Alimentos de este tipo son aquellos de la categoría duros y quebradizos (insectos duros, tubérculos, raíces, frutos secos). Sin embargo, los alimentos blandos y turgentes como frutos jugosos pueden haber sido procesados eficientemente por la dentición de estas nuevas especies de *Woodburnodontidae*, ya que los umbrales mecánicos de los mismos (resistencia inicial e índice de fragmentación) son inferiores a aquellos de los materiales duros y quebradizos. Sobre esta base y teniendo en cuenta las estimaciones de masa corporal para cada una de las especies aun no descriptas (Tabla 12.54) se estima una dieta basada en insectos duros y frutos tanto secos como jugosos. Todas las especies están en el intervalo de masa corporal delimitado por los cuartiles superior e inferior de la insectivoría/frugivoría (Tabla 11.8).

## POLYDOLOPIMORPHIA

### TAXONES BASALES

El patrón general de oclusión en los polidolopimorfios basales es similar al tribosfénico generalizado. El desgaste apical es evidente tanto en las cúspides principales como en las estilares y, generalmente, se observa una laguna de desgaste en la cuenca del trigono que evidencia las mayores fuerzas masticatorias durante los estadios iniciales de la Fase I. La relación entre la Fase I y Fase II es variable pero nunca esta última resultó inferior al 30 %. Un rasgo notable en este grupo es la utilización relativa de las crestas cortantes. Las principales crestas de corte utilizadas son las de la centrocrista y las del hipocónido. Las

crestas linguales son utilizadas de manera variable. La expansión del metacónulo es escasa y no alcanza a desarrollar una plataforma de compresión (Falta la faceta 5). Una de las principales características del grupo es la apertura de la centrocrista que posibilita un importante movimiento ectental del hipocónido. En líneas generales, el patrón de oclusión en los polidolopimorfios basales es el mismo del patrón tribosfénico generalizado, con un énfasis variable en los movimientos ectentales.

#### GLASBIIDAE

##### ***Bobbschaefferia*** Paula Couto 1970 (Itaboraiense)

Los molares superiores de las especies de este género son braquiodontes y bunodontes, tienen la plataforma estilar moderada y las cúspides estilares StB y StD son grandes y robustas. El metacono es la cúspide más alta del trígono y el protocono es una cúspide robusta que forma una cuenca amplia y poco profunda. El metacónulo es pequeño pero visible y el paracónulo está ausente. La centrocrista es recta, la preparacrista se dirige hacia la StA sin conectarse con ella. La postmetacrista es más larga que la preparacrista y las crestas del protocono son relativamente largas. Los molares inferiores tienen el talónido ligeramente expandido con respecto al trigónido. El protocónido es la cúspide más alta del trigónido y el paracónido es de posición lingual. El talónido es amplio y poco profundo, el hipocónido es amplio y el entocónido es de tamaño similar y muy robusto. El hipoconúlido está reducido y está pegado al entocónido. Las crestas más desarrolladas de los molares inferiores son las del hipocónido.

Los valores de los índices morfométricos se encuentran en el rango de la frugivoría/insectivoría. Los relieves son inferiores a 0.2, los PWA menores a 70°, los talónidos están expandidos arealmente ( $ATAL/TRI > 1$ ) y son longitudinalmente equivalentes a los trigónidos ( $LTAL/TRI \approx 1$ ), los valores de  $LC/LT$  son iguales o inferiores a 1.5 (Tabla 12.55).

El análisis del macrodesgaste llevado a cabo en la especie aun no descrita de *Bobbschaefferia* indica un importante desarrollo de la Fase II de molienda. La faceta 10 es la única desarrollada y ocupa casi toda la cara interna del hipocónido en los molares inferiores y en los superiores se extiende hasta las bases del paracono y el metacono. Las facetas correspondientes a la Fase I de corte están ligeramente más desarrolladas del lado bucal, sin embargo las linguales alcanzan el 40% de la Fase I (Tabla 12.55). El desgaste apical es elevado y se localiza también sobre las cúspides estilares StB y StD. Los valores del índice B/L son inferiores a 2, al igual que aquellos del F1/F2. Este último se halla por encima de 1, el que representa el valor medio de los frugívoros (Tabla 11.6).

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI/TAL	ATAL/TRI	LTAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RGA	PWA	MC (g)
<i>B. fluminensis</i>	ITA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0.14	1.15	0.99	NA	1.43	1.12	68	262.63
<i>Bobbschaefferia</i> a sp.	ITA	0.39	59.93	40.07	39.95	60.05	1.50	1.51	0.12	1.26	1.09	2.11	1.52	1.11	65	168.63

Tabla 12.55. Variables de desgaste e índices morfométricos para los representantes de *Bobbschaefferia*.

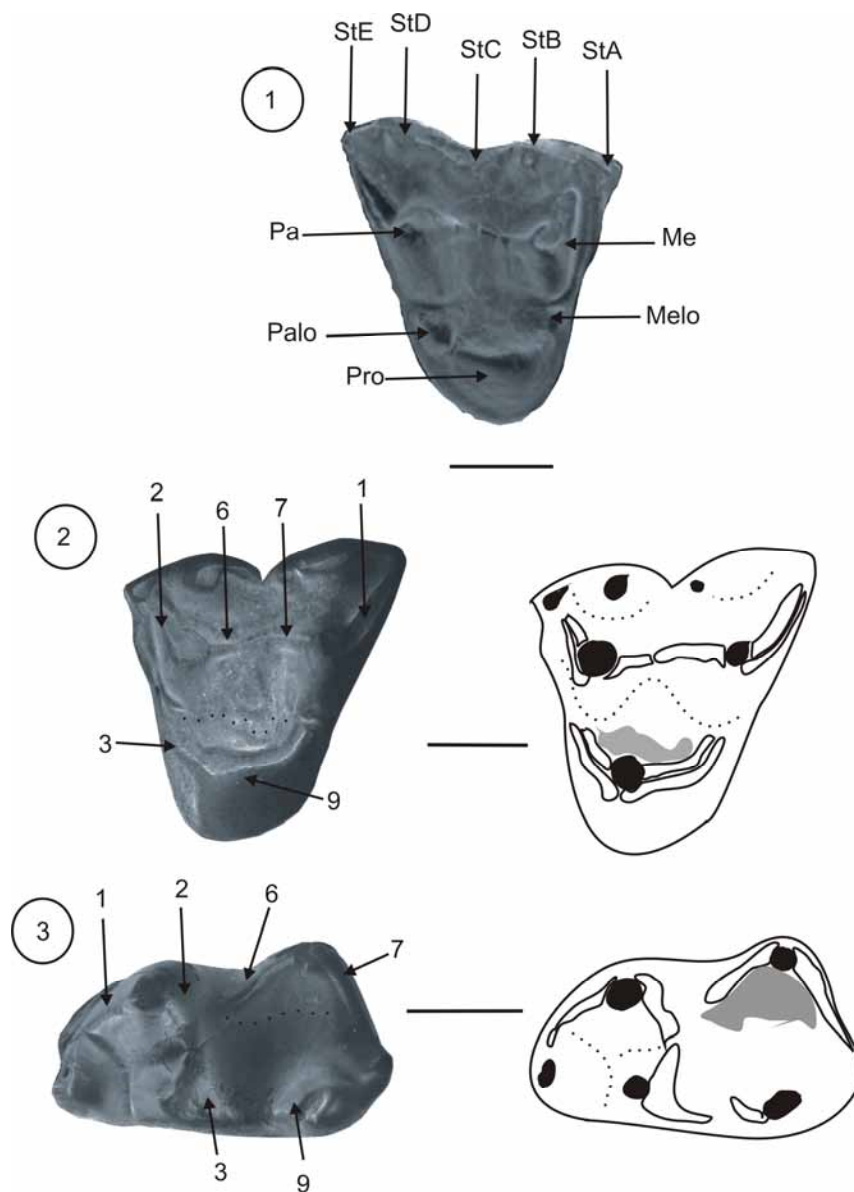


Figura 12. 55. *Bobbschaefferia* sp. vista oclusal de un M3 derecho (MCN-PV 1797). 2. vista oclusal de un M1 izquierdo asilado (MLP 90-II-5-180). 3. vista oclusal de un m1 derecho aislado (MLP 90-II-5-191). Escala: 1 mm.

En función de las variables morfométricas y de desgaste se estima para las especies del género *Bobbschaefferia* una dieta basada en frutos e insectos de dureza elevada. El consumo preferencial de insectos blandos es poco probable, ya que los valores de B/L y las longitudes relativas de crestas son muy bajos. El consumo preferencial de insectos duros está sustentado por los valores de compresión de los talónidos (iguales o superiores a 1), por el desgaste apical elevado y por los ángulos de inclinación inferiores a 70°. Las estimaciones de masa corporal para ambas especies están dentro del intervalo delimitado por los cuartiles de los insectívoro/frugívoros (Tabla 11.8 y Fig. 11.14).

***Palangania*** Goin Candela Bond Pascual y Escribano 1998 (Riochiquense-fauna de Paso del Sapo)

Los molares de *Palangania brandmayri* y *P. sp.* (especie aún no descrita de la asociación faunística de Paso del Sapo), son bunodontes y braquiodontes. Los molares superiores tienen las cúspides estilares StB y StD muy grandes y situadas cerca del paracono y el metacono respectivamente. El protocono es amplio y forma una cuenca poco profunda. La centrocrista es abierta y tanto la postparacrista como la premetacrista llegan casi hasta el margen labial de los molares. Los molares inferiores tienen el protocónido del mismo tamaño que el metacónido y este último está unido al paracónido por una cresta. El trigónido tiene una cuenca relativamente amplia. El talónido es amplio con el entocónido grande y el hipoconúlido de posición medial en el diente.

Los resultados de los índices morfométricos sugieren una dieta basada en el consumo de frutos e insectos para las especies de *Palangania*. El relieve entre el trigónido y el talónido es inferior a 0.2, los valores de PWA son inferiores a 70°, el índice ATAL/TRI es equivalente a 1 mientras que el LTAL/TRI es inferior a 1 y el índice LC/LT es ligeramente superior a 1 (Tabla 12.56).

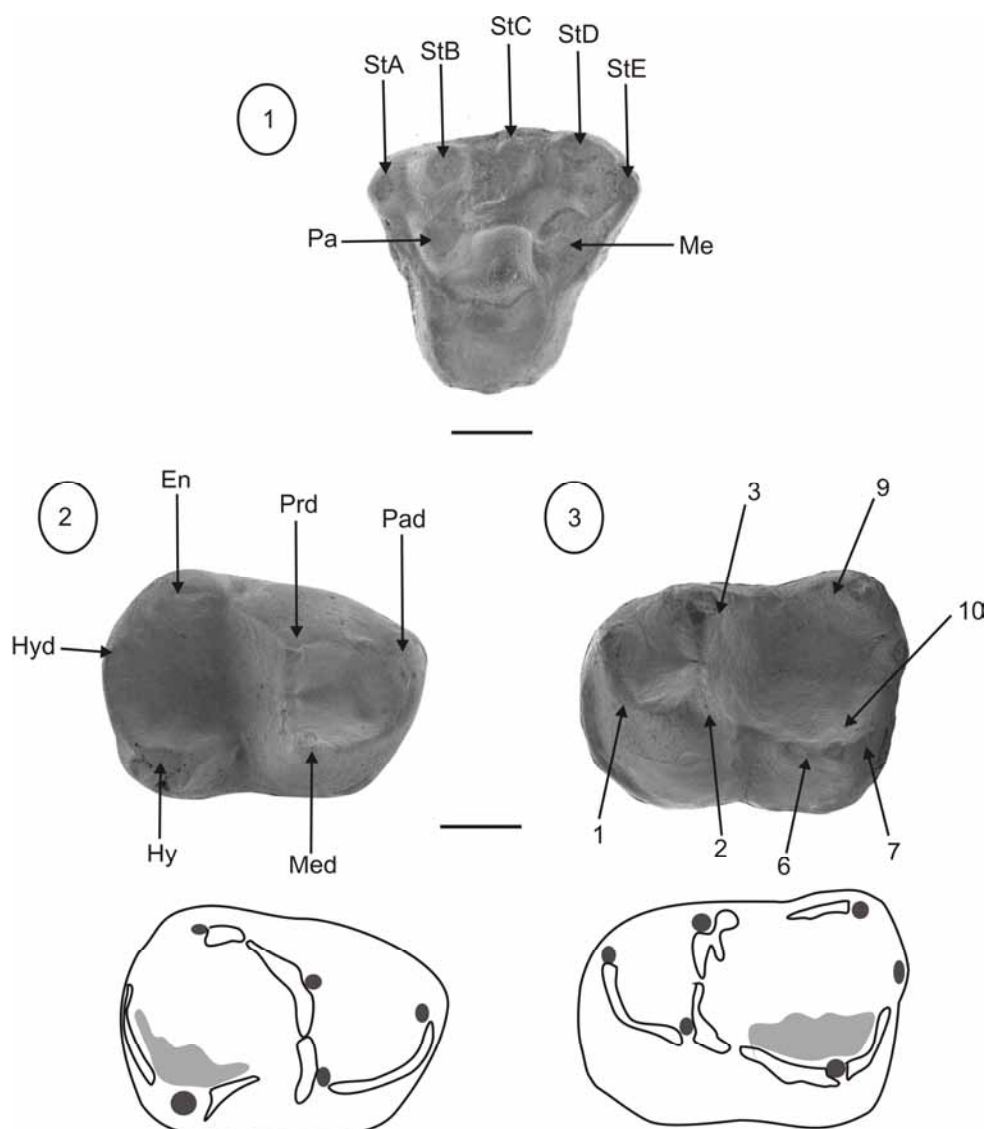


Figura 12.56. *Palangania* sp. 1. vista oclusal de un molar superior aislado (LIEB-PV 1106) con la nomenclatura cuspidal. 2. *P. brandmayri*. Vista oclusal de un m1 derecho aislado (LIEB-PV 1089). 3. vista oclusal de un m2 izquierdo aislado (LIEB-PV 1053). Escala: 1 mm.

El análisis del macrodesgaste muestra un predominio de la Fase I de corte pero con un notable desarrollo de la Fase II (Tabla 12.56). Las facetas bucales están más desarrolladas que las linguales pero estas últimas son notables también. Las facetas bucales de corte más extensas tienen lugar sobre las caras del hipocónido en los molares inferiores y sobre las laderas distal y mesial del para y metacónido respectivamente. La faceta lingual más extensa es la 3 sobre la ladera distal del metacónido en los molares inferiores. La única faceta de molienda desarrollada es la 10 sobre la cara interna del hipocónido en los molares inferiores y sobre cuenca del trigóno en los superiores. El desgaste apical es moderado y en los molares superiores tiene lugar sobre las cúspides estilares B, D y la C cuando está presente. Los valores de los índices B/L y F1/F2 están en el rango de las dietas mixtas entre insectos y frutos.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI/TAL	ATAL/TRI	LTAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RG	PWA	
<i>P. brandmayri</i>	RIO	0.15	68.15	31.85	31.11	53.75	2.14	1.73	0.05	0.99	0.96	NA	1.35	1.13	53	594.42
<i>P. sp</i>	SAPO	0.19	76.1	23.9	41.01	58.99	3.18	1.44	0.12	0.78	0.72	NA	1.25	0.92	67	353.55

Tabla 12.56. Variables de desgaste e índices morfométricos para los representantes de *Palangania*.

En función de las variables de desgaste y morfológicas, se estima una dieta basada principalmente en frutos y secundariamente en insectos de dureza elevada. Los frutos como principal ítem de la dieta están sustentados por los relieves bajos y el escaso desarrollo de las crestas y el tamaño corporal estimado (Tabla 12.56). Los valores de compresión del talónido, de desarrollo relativo de las crestas y de los índices de desgaste sustentan una incorporación de insectos duros en la dieta (ver Tabla 11.6). Como se mencionó anteriormente, la masa corporal estimada está en el rango de la insectivoría/frugivoría (Tabla 11.8 y Fig. 11.14).

#### **Glasbiidae** gen. et sp. 1 (Itaboraiense)

Los molares de este género son bunodontes y braquiodontes. Los molares superiores tienen las cúspides StB y StD robustas y enfrentadas al paracono y al metacono respectivamente. La StC es más pequeña y está muy próxima a la StD. El protocono es amplio y forma una cuenca poco profunda. El metacónulo está presente y es grande pero no está expandido formando una cuenca. El cóngulo anterobasal está bien desarrollado. La centrocrista tiene forma de U, la preparacrista es ligeramente más corta que la postmetacrista. Los molares inferiores tienen el protocónido más grande que el metacónido y no hay cresta entre este último y el paracónido. El trigónido es equivalente al talónido en dimensiones. El talónido es amplio, con el entocónido grande y globoso y con el hipoconúlido dispuesto junto al entocónido.

Los índices morfométricos se hallan en el rango de la frugivoría/insectivoría (Tabla 11.6). Los relieves son inferiores a 0.2, los PWA ligeramente superiores a 40°, los talónidos están comprimidos ligeramente (valores de los índices menores a 1) y el LC/LT es superior a 1 (Tabla 12.57).

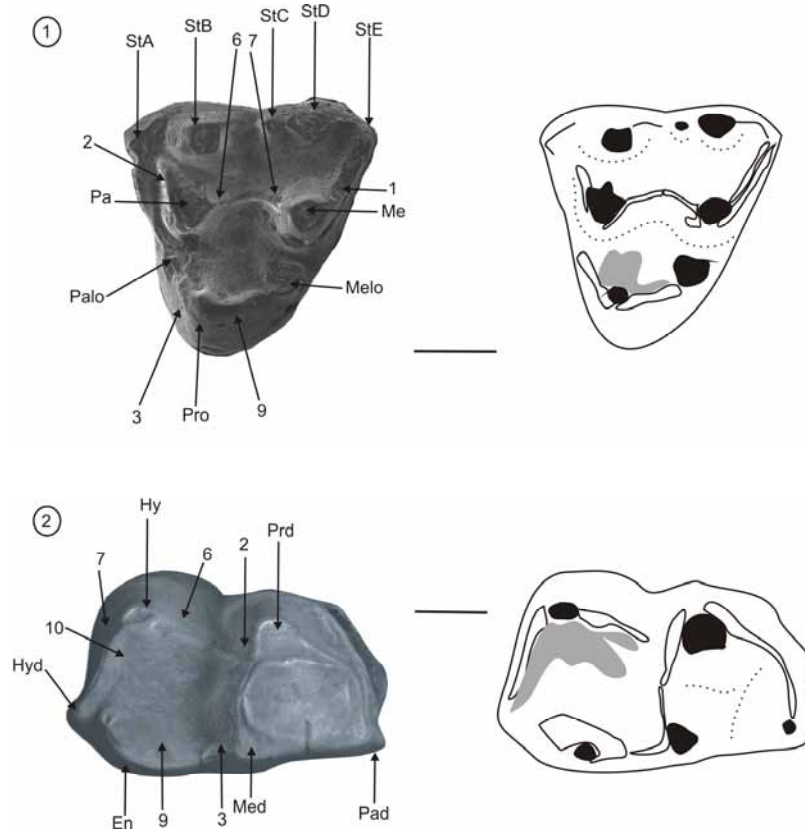


Figura 12.57. *Glasbiidae* gen. et sp. 1. 1. vista oclusal de un M2 derecho (MLP 90-II-5-182). 2. vista oclusal de un m1 derecho (MLP 79-I-5-90). Escala: 1 mm.

El análisis del macrodesgaste muestra un ligero predominio de la Fase I por sobre la Fase II (Tabla 12.57). Las facetas bucales están levemente más desarrolladas que las linguales. Las facetas bucales más extensas son la 1 y la 7 a lo largo de la preprotocrístida y de la posthipocrístida respectivamente. La faceta 3 es la más extensa de las linguales mientras que la faceta 10 es la única de molienda desarrollada. El desgaste apical es elevado y ocurre tanto sobre las cúspides principales como sobre las estilares en los molares superiores. Los índices de B/L y F1/F2 son consistentes con hábitos frugívoro/insectívoros (Tabla 11.6).

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI/TAL	ATAL/TRI	LTAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RGA	PWA	
<i>Glasbiidae</i> gen 1 sp 1	ITA	0.26	55.16	44.84	42.97	57.03	1.23	1.33	0.09	0.89	0.78	1.44	1.57	0.92	43	175.04
<i>Glasbiidae</i> gen 1 sp. 2	ITA	0.18	62.31	37.69	43.58	56.42	1.65	1.29	0.07	1.13	0.98	NA	1.22	1.09	44	671.60

Tabla 12.57. Variables de desgaste e índices morfométricos para los representantes de *Glasbiidae*, gen. et sp. 1 y 2.



En función de las variables de desgaste y morfológicas, se establece una dieta principalmente frugívora y secundariamente insectívora para las especies de *Glasbiidae gen. et sp. 1* y 2. Los frutos como principal ítem de la dieta están sustentados por los bajos valores de relieves, de B/L y de F1/F2. Los valores de los índices de compresión compresión del talónido y el desarrollo relativo de las crestas indican un consumo preferencial de insectos blandos en *Glasbiidae gen. et sp. 1* y más duros en *Glasbiidae gen. et sp. 2* (Tabla 12.57). La masa corporal estimada para ambas especies está en el rango de la insectivoría/frugivoría (Tabla 11.8 y Fig. 11.14).

***Monodelphopsis* Paula Couto 1952 (Itaboraiense)**

Los molares de este género son bunodontes y braquiodontes. Los molares superiores tienen las cúspides StB y StD robustas y enfrentadas al paracono y al metacono respectivamente. La StC es más pequeña y está fusionada por la base a la StD. El protocono es amplio y forma una cuenca poco profunda. El paracónulo es pequeño y el metacónulo es más grande y distintivo. El cóngulo anterobasal está desarrollado. La centrocrista tiene forma de U, la preparacrista es más corta que la postmetacrista. Los molares inferiores tienen el protocónido más grande que el metacónido y este último está desplazado posteriormente respecto del primero. El trigónido es equivalente al talónido en sus dimensiones superficiales. El talónido es amplio, con el entocónido grande y globoso y el hipoconúlido dispuesto junto al entocónido.

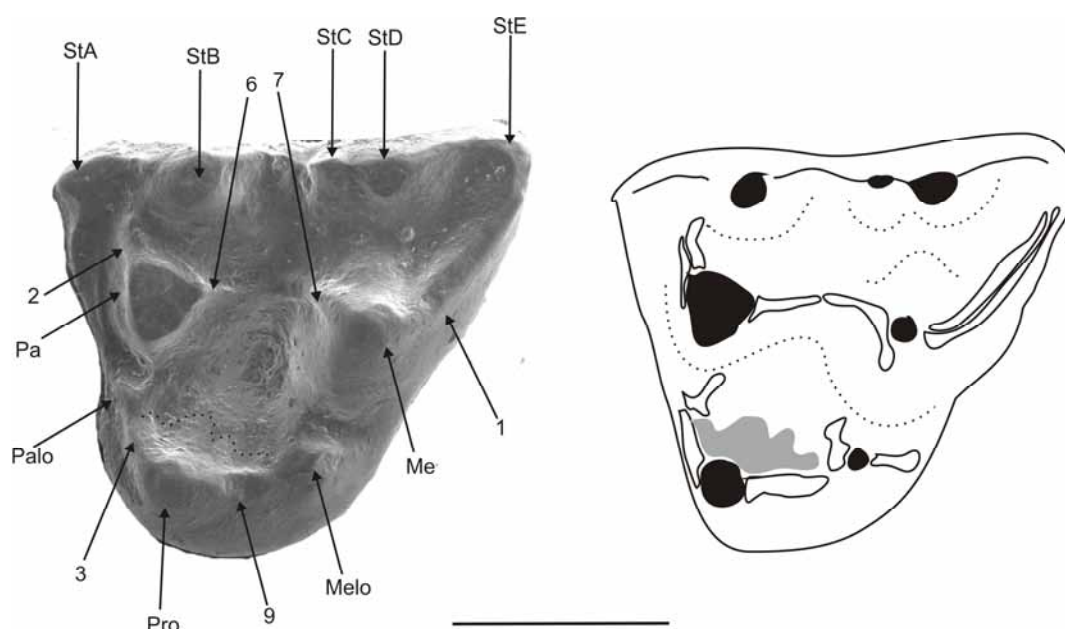


Figura 12.58. *Monodelphopsis* sp. Vista oclusal de un M1 izquierdo (MLP 90-II-5-199). Escala: 1 mm.

Los índices morfométricos son consistentes con hábitos frugívoro/insectívoros. El RTRI /TAL es inferior a 0.2, el PWA es ligeramente superior a 40°, el índice de compresión areal del talónido tiene

valores equivalentes a 1, mientras que el longitudinal es inferior a 1 (Tabla 12.58). El índice de longitud relativa de las crestas es ligeramente superior a 1.

El análisis del macrodesgaste muestra una preponderancia de la Fase I sobre la Fase II (Tabla 12.58). Esta última, sin embargo, era importante y se desarrollaba sobre la cara interna del protocono en los molares superiores y del hipocónido en los inferiores (Faceta 10). La actividad de corte estaba distribuida casi equitativamente entre las facetas bucales y linguales (Tabla 12.58). Las facetas de corte más extensas son la 1 y la 2 a lo largo de los pares postmetacrística/paracrística y preparacrística/postprotocrística. La actividad lingual es más notoria sobre la postprotocrística y la preentocrística. El desgaste apical es elevado y ocurre sobre las cúspides principales y sobre las estilares B y D de manera muy conspicua. En el área de la centrocrística hay un desgaste lagunar evidente. Los índices de desgaste son consistentes con la insectivoría/frugivoría (Tabla 11.6).

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI/TAL	ATAL/TRI	LTAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RG	PWA	
<i>Monodelphopsis</i> sp.	ITA	0.3	57.02	42.98	35.57	64.43	1.33	1.82	0.11	0.97	0.81	2.74	1.27	0.95	45	121.85
<i>M. travassosi</i>	ITA															68.51

Tabla 12.58. Variables de desgaste e índices morfométricos para los representantes de *Monodelphopsis*.

Los índices morfométricos y las variables de desgaste son consistentes con hábitos frugívoro/insectívoros. Los relieves bajos y los ángulos también bajos de inclinación del trigónido son la principal evidencia en favor de los frutos como elemento mayoritario de la dieta. En cuanto a los insectos, la durofagia es más probable que la depredación sobre insectos blandos debido a los bajos relieves, bajos ángulos, valores de LC/LT inferiores a 1.5 y talónidos escasamente comprimidos. Los índices de desgaste sustentan tanto la dieta mixta entre frutos e insectos como la durofagia ( $B/L < 3$ ). El desgaste apical elevado es indicativo de altas resistencias iniciales (insectos tipo 4-5 escala de Freeman) y la existencia de una laguna de desgaste sobre la cuenca del trigono indica que las mayores fuerzas masticatorias tuvieron lugar durante la etapa inicial de la Fase I. La masa corporal estimada está dentro del intervalo cuartil de los frugívoros y de los insectívoros (Fig. 11.14 y Tabla 11.8).

#### ***Periakros*** Goin Abello Chornogubsky 2010 (Tinguiririquense)

*Periakros ambiguus* es sólo conocido por un molar superior aislado, bunodonte, braquiodonte y subtriangular en vista oclusal. Las cúspides estilares B y D son muy grandes y la StC está presente en posición medial. La centrocrística es abierta, el metacono emite una cresta hacia la cuenca del trigono que es lingual a la premetacrística. Tanto la preparacrística como la postmetacrística están reducidas. La cuenca del trigono es amplia y se extiende hasta el margen labial del diente. El paracónulo está reducido, el metacónulo es grande y forma una plataforma más elevada respecto de la cuenca del trigono.

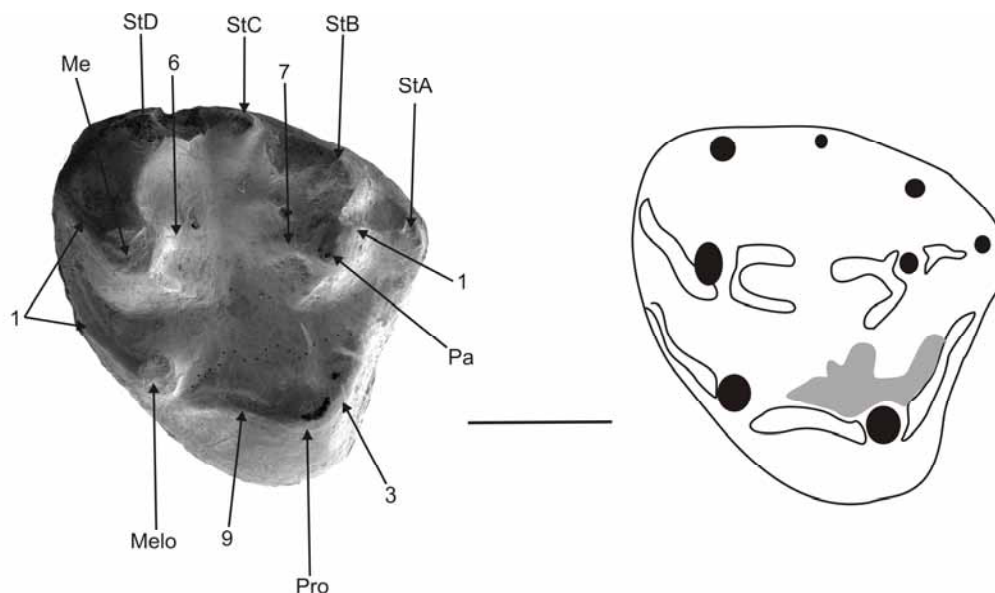


Figura 12.59. *Periakros ambiguus*. Vista oclusal de un molar superior derecho aislado (MPEF-PV 4498). Escala: 1 mm.

El análisis del macrodesgaste indica un predominio de la Fase I por sobre la Fase II (Tabla 12.59). Sin embargo, esta última está bien desarrollada y alcanza el 40 % del desgaste total. Este desgaste corresponde a la faceta 10, la que se desarrolla sobre la cara interna del protocono. En el metacónulo no se desarrolla la faceta 5. La actividad de corte está dominada por las facetas bucales que alcanzan el 72.73% del desgaste de la Fase I (Tabla 12.59). Las facetas más extensas de corte son la 6 y 7, que ocurren en las laderas distal y mesial del paracono y metacono respectivamente. La faceta 7 está notablemente extendida y se dispone simultáneamente sobre la premetacrista, sobre la cresta adicional del metacono y sobre la ladera mesial del metacónulo. El desgaste apical es elevado y ocurre sobre las cúspides principales y sobre las cúspides estilares. Este desgaste lagunar es más notable en los ápices de las cúspides distales (metacónulo, metacono y StD) y también se observa en el centro de la cuenca del trigono.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI /TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	
<i>P. ambiguus</i>	TIN	0.34	72.73	27.27	40.53	59.47	2.67	1.46	NA	NA	NA	1.5	NA	NA	NA	144.60

Tabla 12.59. Variables de desgaste e índices morfométricos para *Periakros ambiguus*.

Los rasgos morfológicos de *Periakros ambiguus* sugieren una dieta basada en alimentos duros y quebradizos. La gran amplitud de la cuenca del trigono, así como también el aspecto robusto y bajo de las cúspides, permiten suponer que los molares inferiores presentaban relieves bajos entre el trigónido y el talónido, conjuntamente con bajos valores de PWA. Los índices de desgaste sugieren un espectro amplio de posibilidades dietarias encontrándose en el rango de la insectivoría, frugivoría, folivoría y granivoría. El elevado desgaste apical sugiere que la resistencia inicial de los alimentos consumidos fue elevada; esto permite descartar la folivoría y la frugivoría (frutos blandos). Adicionalmente, se aprecia

una concentración de la actividad de corte durante los estadios iniciales (bucales) de la Fase I, sugiriendo que la fragmentación mayoritaria del alimento tenía lugar durante esta etapa. La existencia de una laguna de desgaste en la cuenca del triángulo a la altura de la postparacrista y premetacrista sugiere que las mayores fuerzas masticatorias ocurrieron durante la generación de las facetas bucales. La morfología de la corona sugiere que la oclusión en *P. ambiguus* fue poco precisa, y que la posibilidad de llevar a cabo movimientos ectentales importantes fue alta. En este sentido, la apertura de la centrocrista le otorga al hipocónido la capacidad de desplazarse desde el margen labial hasta el lingual sin impedimentos. En general, la incorporación de movimientos ectentales está asociada a la incorporación de material vegetal en la dieta y al incremento en la actividad de molienda ( $F1/F2 < 2$ ). En *P. ambiguus* el índice  $F1/F2$  es menor a 2 y esto habilita la posibilidad de que la granivoría haya sido la dieta primordial de este género. Aunque las facetas de corte son muy importantes, el ángulo de aproximación del hipocónido con la crestas del paracono y metacono debe haber sido bajo generando, consecuentemente, un estrés sobre la partícula de alimento con un elevado componente normal. Sobre esta base, se estima para *Periakros ambiguus* una dieta principalmente granívora y secundariamente insectívora durófaga. La masa corporal estimada para esta especie está incluida entre los cuartiles inferior y superior de la categoría de granívoros (Fig. 11.14 y Tabla 11.8).

## BONAPARTHERIIFORMES

### BONAPARTHERIOIDEA

La disposición de las facetas de desgaste en este grupo es variable en las distintas familias; existe, sin embargo, un patrón general común a todas ellas.

El patrón de desgaste de los Bonapartherioidea difiere de aquel de los Polydolopimorphia basales (Glasbiidae) en el desarrollo de la faceta 5, que aquí se expresa en casi todas las familias (excepto en Prepidolopidae) como resultado de la notable expansión del metacónulo. Al igual que en los polydolopimorfios basales, las facetas 6 y 7 constituyen las principales áreas de corte de los molares. A diferencia de los taxones basales, en los Bonapartherioidea estas facetas se encuentran expandidas hacia el margen labial, ocupando parte de las caras internas de la StB la faceta 6 y, de la StD, la faceta 7. El resto de las facetas de la Fase I se dispone normalmente de acuerdo con el patrón tribosfénico generalizado. Con respecto a la Fase II, esta difiere de los polydolopimorfios basales en que la faceta 5 (ausente en los primeros) es un área compuesta por dos superficies menores ubicadas sobre los cóngulos anterior y posterior de los molares contiguos. En los molares inferiores sin embargo, esta se ubica sobre la cara interna del protocónido. La faceta 10 es también un área compuesta que se puede observar sobre la cara postero-labial del protocono y antero-labial del metacónulo y sobre la cara lingual del hipocónido en los molares inferiores. En el esquema de Butler (1952) tanto la faceta 5 como la 10 son enteras y se disponen completamente sobre el hipocono y el protocono en los molares superiores.

Con respecto al desarrollo relativo de las fases I y II, aunque existe un importante desarrollo de la Fase II, hay algunas diferencias entre las distintas familias que permiten establecer tres estadios en el desarrollo proporcional de la Fase II. El primer estadio lo constituye la familia Prepidolopidae, que

exhibe el menor desarrollo de la Fase II ya que el metacónulo es incipiente y, por lo tanto, la faceta 5 no alcanza a desarrollarse. La Fase I está dominada por las facetas bucales 6 y 7 que se extienden hasta el margen labial del diente. La familia Rosendolopidae constituye el siguiente estadio y se caracteriza por presentar un desarrollo incipiente de la faceta 5. La Fase I está dominada aquí también por las facetas bucales 6 y 7, las que también se hallan expandidas sobre las caras internas de las StB y StD –estas últimas tienen un tamaño equivalente al paracono y al metacono respectivamente. El estadio final lo constituyen las familias Bonaparteriidae y Gashterniidae, en las cuales la Fase II alcanza su máxima expresión y se observan tanto la faceta 5 como la faceta 10 ocupando prácticamente toda la cara oclusal del diente. La Fase I está dominada en este grupo por las facetas linguales 3, 4, 8, y 9. En síntesis, los bonaparterioideos muestran tres patrones de desgaste diferenciables por el grado de desarrollo de las facetas de molienda en la dentición molar. Cabe recordar aquí que estas últimas familias han desarrollado un premolar hipertrofiado que debe concentrar la actividad de corte y rotura del alimento, tal como sucede en los Polydolopiformes y Paucituberculata. En cuanto al desgaste apical que caracteriza los estadios iniciales de la masticación, éste alcanza un desarrollo notable en algunos taxones como los Bonaparteriinae, los Prepidolopidae y los Rosendolopidae, indicando fuerte actividad compresiva durante la etapa de punción del alimento.

Con respecto a los movimientos oclusales, la disposición de las facetas de desgaste permite inferir un patrón con un componente anterior mínimo y uno lateral importante en las familias que constituyen los primeros dos estadios. Las familias correspondientes al tercer estadio exhiben un patrón consistente con un movimiento anterolingual muy importante durante la etapa rítmica. El resultado en este último grupo es un movimiento neto oblicuo cuyo componente anterior es variable en las distintas especies.

### PREPIDOLOPIDAE

#### ***Prepidolops* Pascual 1980 (Barranquense)**

La dentición antemolar de este género se caracteriza por la presencia de incisivos inferiores procumbentes, caninos de tamaño moderado y ligeramente procumbentes. El p1 es pequeño, comprimido lateralmente y apretado entre el canino y el p2. Este último premolar es cortante y comprimido lateralmente, de mayor tamaño que el p1 pero mucho menor que el p3. El p3 está hipertrofiado y es sectorial. Este diente tiene una cresta anterior débil y una posterior aguda y fuerte. En la serie superior el P3 es hipertrofiado, triradiculado, con una raíz anterior y dos posteriores. Los molares superiores son braquiodontes y bunodontes, triangulares en vista oclusal y con las cúspides estilares StB y StD de mayor tamaño que las StA y StE. La StC está ausente. El metacono es más alto que el paracono y ambos están fusionados a la base de la StD y StB, respectivamente, y separados labialmente por un notable ectoflexo. El protocono es amplio y la cuenca del trigono poco profunda; el metacónulo, al igual que el paracónulo, está presente pero es de tamaño reducido. Los molares inferiores tienen el talónido más ancho y largo que el trigónido. El protocónido es la cúspide más alta

del trigónido y el paracónido es de posición lingual y de tamaño reducido. El metacónido es una cúspide globosa desplazada posteriormente con respecto al protocónido. El trigónido está comprimido anteriormente. El talónido es amplio y poco profundo, el hipocónido es saliente y el entocónido es la cúspide de mayor altura. El hipoconúlido es pequeño y se ubica en posición posterolingual en el talónido.

Las relaciones oclusales de *Prepidolops* están determinadas por la presencia de los premolares hipertrofiados. En la serie inferior los p3 inferiores se gastan en su cara postero-labial mientras que en los superiores el desgaste ocurre en las caras anterolingual y posterolingual. La faceta posterior del p3 es continua, además, con la faceta 1 sobre la ladera anterolabial del protocónido (Fig. 12.60; 5). Esta disposición de las facetas de desgaste permite inferir un contacto apical entre el P3 y el trigónido del m1. En tal sentido, durante los estadios de contactos apicales, el hipocónido ocluye sobre el margen labial entre la StB y la StD, mientras que el protocónido lo hace sobre el margen labial en el espacio interdental (Fig. 12.60; 7). Posteriormente, durante la etapa rítmica, los movimientos de los molares inferiores son oblicuos en sentido anterior y lingual. El desplazamiento anterolingual del hipocónido produce las facetas 6 y 7, mientras que el protocónido genera la 1 y la 2. Durante la Fase I lingual, la ladera interna del entocónido y la ladera posterior del metacónido están en contacto con la postprotocrísta y la preprotocrísta respectivamente. Estos contactos generan, en primer lugar, la faceta 9 de aspecto ovalado, la que se desarrolla sobre la cara interna del entocónido (Fig. 12.60;4) y en segundo lugar la faceta 3 en forma de L, la que tiene lugar sobre la cara posterior del metacónido (Fig. 12.60; 6). Finalmente, durante la Fase II, el hipocónido contacta con el protocono y se genera la faceta 10 sobre la cara interna de ambas cúspides. Esta faceta tiene forma de medialuna y se desarrolla en sentido inverso en los molares superiores e inferiores.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI /TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	
<i>P. didelphoides</i>	BAR	0.38	66.67	33.33	75.19	24.81	2.00	0.33	0.04	1.23	1.13	1.07	1.39	1.23	70.82	40.99
<i>P. molinai</i>	BAR	0.32	60.46	39.54	63.54	36.46	1.52	0.57	0.07	1.7	1.3	1.12	1.5	1.82	69.54	58.87

Tabla 12.60. Variables de desgaste y morfométricas para las especies de *Prepidolops*.

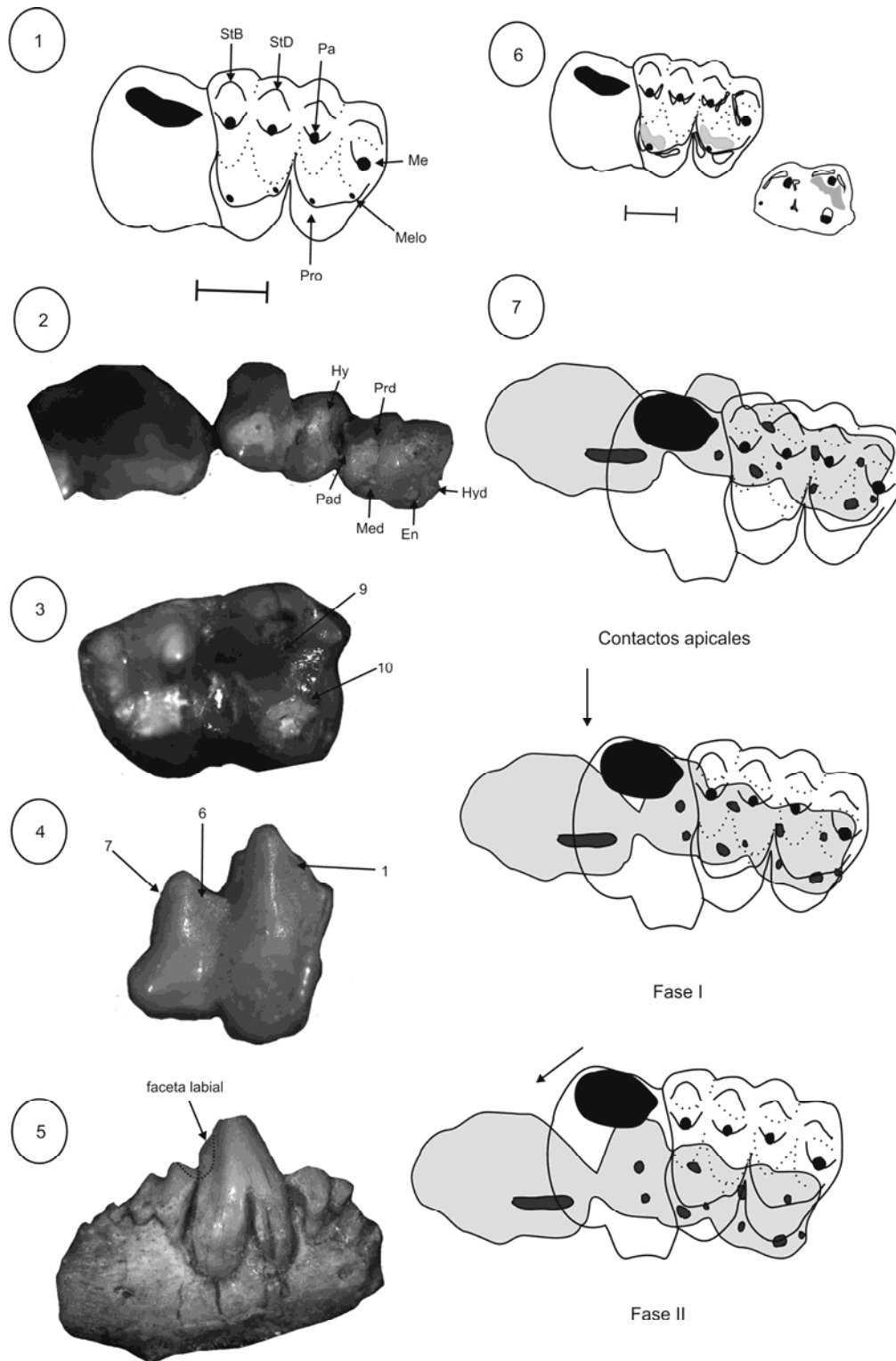


Figura 12. 60. *Prepidolops*. 1. *P. didelphoides*, esquema de cámara clara de los P3-M2 (MLP 79-XI-22-7); 2. *P. molinae* vista oclusal de los p3-m2 (MLP 78-V-6-2); 3. *P. didelphoides*, vista oclusal de un m2 (MLP 79-XI-22-6); 4. Vista labial de los m2-3 (MLP 79-XI-22-6); 5. Vista labial de una mandíbula con los p1-m1 (MLP 78-V-6-4); 6. Esquemas de cámara clara con las facetas de desgaste de los especímenes de 1 y 3; 7. Diagramas de las probables relaciones oclusales durante la masticación. Las flechas marcan los movimientos relativos de los molares inferiores.

El análisis cuantitativo del desgaste muestra un predominio en la dentición molar de las facetas de molienda (Tabla 12.60). El desgaste de corte está dominado por las facetas bucales que superan en las dos especies el 60 %. Las facetas bucales más desarrolladas son la 6 y la 7, mientras que la faceta 9 es ligeramente más extensa que la 3. El desgaste apical es elevado. Los valores de los índices de desgaste son similares a aquellos de los granívoros, frugívoros, e insectívoros durófagos (Tabla 11.6). Las variables morfométricas son concordantes con las del desgaste molar, siendo más consistentes con una dieta durófaga que una frugívora. Los valores de relieve son bajos y los ángulos de la pared distal del trigónido oscilan alrededor de los 70°; los talónidos están muy expandidos y la longitud relativa de las crestas se encuentra entre 1 y 1.5.

Teniendo en cuenta el elevado desgaste apical, los valores de PWA cercanos a 70, la amplitud de los talónidos y por supuesto la posesión de los premolares hipertrofiados, aquí se establece como dieta más probable la granivoría o insectivoría durófaga para las especies de *Prepidolops*. Las masas corporales estimadas están en el rango tanto de la insectivoría como de la granivoría (Tabla 11.8 y Fig. 11.14).

***Punadolops*** Goin Candela y López 1998 (Mustersense)

La dentición antemolar conocida para *Punadolops alonsoi* consta de un segundo premolar pequeño, muy comprimido lateralmente e implantado transversalmente en la mandíbula; el tercer premolar es hipertrofiado pero en menor medida que en las especies de *Prepidolops*. Los molares superiores de *P. alonsoi* son braquiodontes y bunodontes, tienen el protocono amplio y no tienen el metacónulo desarrollado. La cuenca del trigono es amplia y poco profunda. Las cúspides estilares StB y StD son grandes y están próximas al paracono y metacono, respectivamente, pero no tanto como en *Prepidolops*. El metacono en el m2 está ligeramente desplazado hacia el borde posterolabial. En la dentición inferior, el p3 es más largo que ancho, con la raíz anterior más fuerte que la posterior; los molares tienen los talónidos expandidos, los trigónidos ligeramente comprimidos (al menos en los m1-2) y los cíngulos anterobasales débilmente desarrollados. El metacónido es la cúspide más alta del trigónido y está anteriormente emplazada con respecto al protocónido. El m4 está ausente. El talónido es amplio y poco profundo y el entocónido es de altura similar al hipocónido.

Las relaciones oclusales de *Punadolops* son muy similares a las de *Prepidolops*. Al igual que en este último, el p3 evidencia sendas facetas anterior y posterior sobre su cara labial, al tiempo que el P3 muestra una faceta posterior sobre su cara lingual. Este desgaste sólo es posible si el trigónido del m1 ocluye con el ápice del P3, una disposición que se corrobora con la manipulación bajo lupa de los especímenes antagonistas. El m1, además, muestra un gran despliegue de la faceta 1 que en los m2-3 ocupa menor extensión. Esta faceta conforma, junto con la faceta posterior del p3, una región de corte bien definida que es observable aun en los estadios avanzados de desgaste (Fig. 12.61; 6).



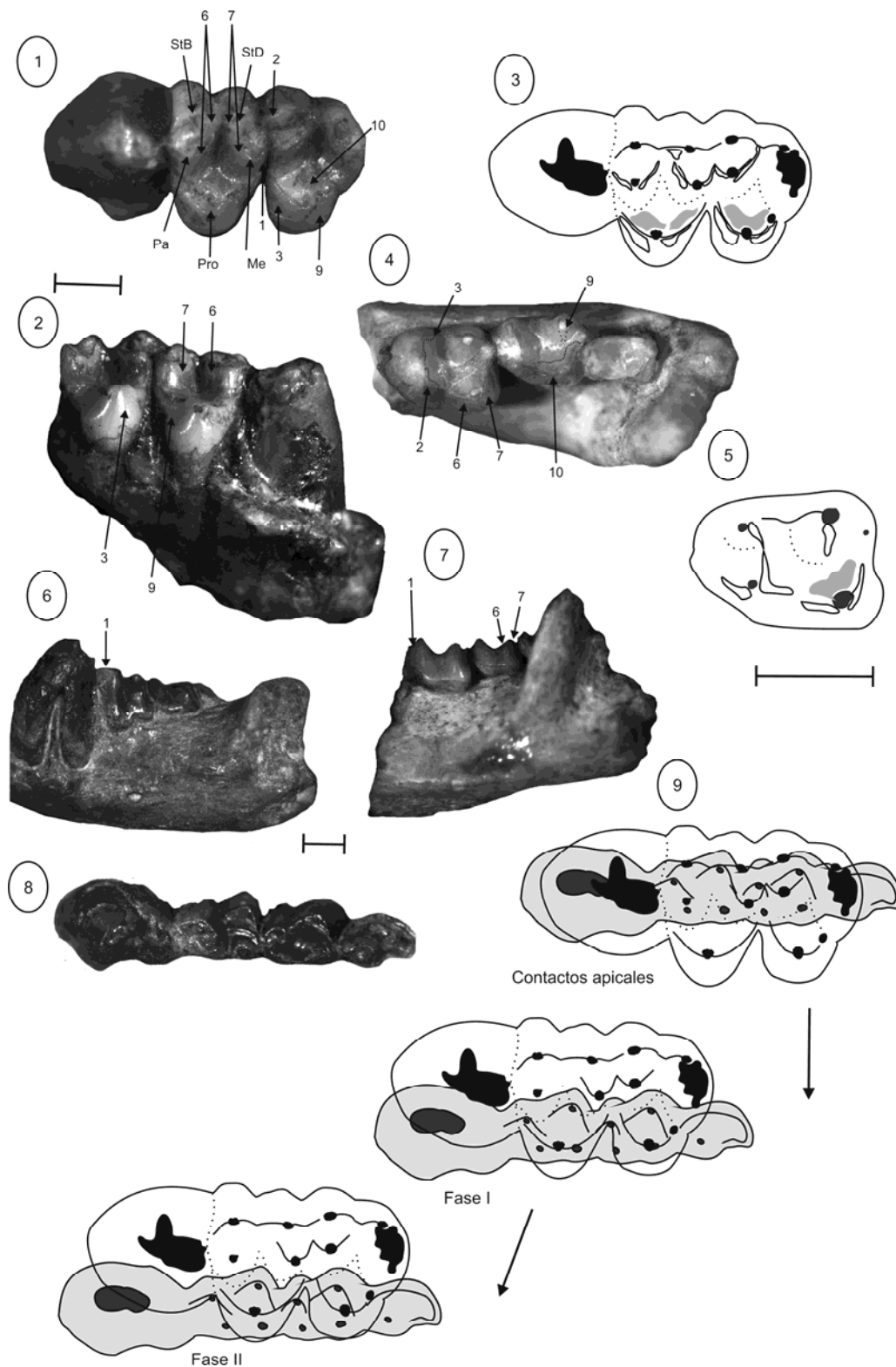


Figura 12.61. *Punadolops alonsoi*. 1. vista oclusal de los P3-M2 con la nomenclatura cuspidal y facetaria (MLP 81-XI-15.1); 2. Vista lingual del mismo espécimen; 3. Esquema con la facetas de desgaste de la dentición superior; 4 y 7. Vistas oclusal y labial de los m1-3 con las facetas de desgaste (MLP 79-XI-22-3); 5. Esquema con las facetas de desgaste sobre el m2 del mismo espécimen; 6 y 8. Vistas labial y oclusal de un fragmento mandibular derecho mostrando la faceta 1 sobre el trigonido del m1 (MLP 86-V-6-3); 9. Esquemas probables de oclusión durante los distintos estadios de la masticación.

Durante los estadios de contactos apicales (Fig. 12.61; 9) el hipocónido ocluye sobre el margen labial de los molares superiores entre la StB y la StD, mientras que el protocónido lo hace sobre el margen labial en el espacio interdental (Fig. 12.61; 9). Durante la etapa rítmica los movimientos de los molares inferiores son oblicuos en sentido anterior y lingual. El desplazamiento antero-lingual del hipocónido produce las facetas 6 y 7, mientras que el protocónido genera la 1 y la 2. Durante la Fase I lingual la ladera posterior del metacónido contacta con la preprotocrista y la ladera interna del entocónido con la postprotocrista, generando las facetas 3 y 9 respectivamente. Finalmente, durante la Fase II, el hipocónido contacta con el protocono y se genera la faceta 10 sobre la cara interna de ambas cúspides. Esta faceta tiene forma de medialuna y se desarrolla en sentido inverso en los molares superiores e inferiores. El protocónido se aloja durante la Fase II en el espacio interdental por lo cual no se genera una faceta 5.

		VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							
ESPECIE	SALMA	AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI /TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	MC (g)
<i>P. alonsoi</i> (n=3)	MUS	0.17	50	50	76.47	23.53	1.00	0.31	0.06	1.65	1.17	1.09	1.36	1.27	57.59	21.08

Tabla 12.61. Variables de desgaste y morfométricas para *Punadolops alonsoi*.

El análisis cuantitativo del desgaste muestra un predominio de la actividad de molienda en los molares de *Punadolops*. El 76 % del desgaste está representado por la Fase II (Tabla 12.61). La actividad de corte está distribuida de manera equitativa entre las fases bucal y lingual. Esto se debe al gran despliegue de las facetas 3 y 9 sobre las laderas mesial y distal del protocolo, las que en conjunto equivalen a las cuatro facetas bucales (Fig. 12.61). Los valores de los índices de desgaste son consistentes con una dieta predominantemente granívora o insectívora durófaga (Tabla 11.6). Los relieves son inferiores a 0.2, los talónidos están expandidos y la longitud relativa de las crestas es inferior a 1.5. Adicionalmente, el PWA es superior a 40°.

En función del análisis oclusal, morfométrico y de desgaste aquí se estima como dieta más probable para *Punadolops* la durofagia, es decir una dieta basada en alimentos duros y quebradizos como semillas e insectos duros. La masa corporal estimada para *P. alonsoi* es consistente con ambas categorías, quedando incluida dentro del intervalo del 75% de los insectívoros (Fig. 11.14) y superando los valores mínimos de masa corporal para granívoros (Tabla 11.8)

#### *Incadolops* Goin y Candela 2004 (?Mustersense)

No se conoce la dentición antemolar para *Incadolops ucayali*, la única especie hasta ahora conocida de este género. Los molares superiores son bunodontes y más anchos que largos. Las cúspides estilares StB y StD son grandes y están conectadas entre sí por una cresta fuerte y aguda. Dichas cúspides emiten, además, una cresta anterior la StB y una posterior la StD. La StA es pequeña, comprimida anteroposteriormente y se conecta con el ancho y corto cóngulo anterobasal. La StE es pequeña pero visible. El metacono es más alto que el paracono, el protocono es amplio y el metacónulo está bien

desarrollado y se ubica posterolingualmente en los dientes. Aunque la psotparacrista y la premetacrista tienen sus extremos labiales muy próximos, la centrocrista está abierta. La postmetacrista es corta.

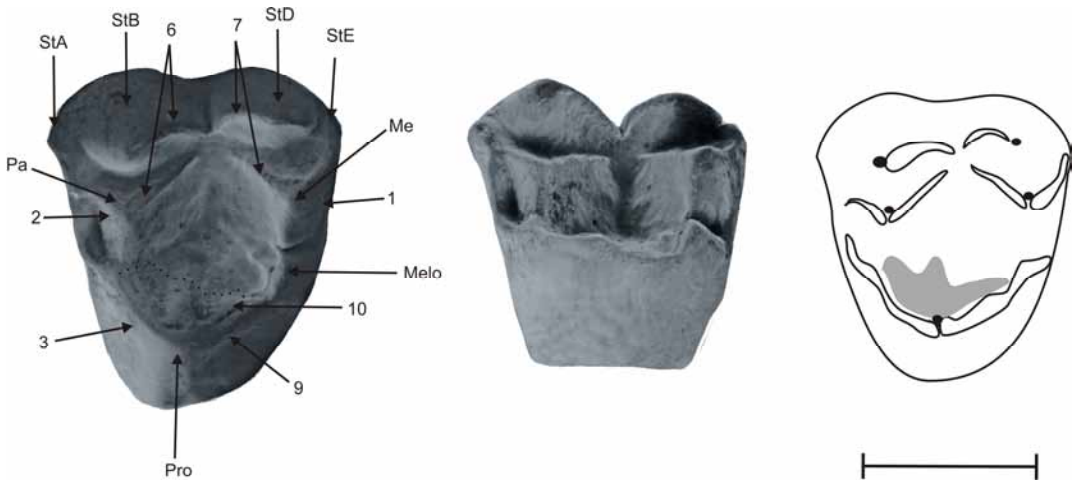


Figura 12.62. *Incadolops ucayali*. Vista oclusal de un molar superior aislado (LACM 144513, tipo) con las cúspides y facetas de desgaste (izquierda); vista lingual del mismo espécimen (centro); esquema con las facetas de desgaste (derecha). Escala: 1 mm.

*Incadolops* muestra un patrón de desgaste similar al de los restantes prepிடоліpidos, pero con un marcado equilibrio entre ambas fases masticatorias. Las actividades de molienda y corte estaban equilibradas, con un ligero predominio de la Fase I (Tabla 12.62). Del mismo modo, las fases bucal y lingual de la Fase I son casi equivalentes, con las facetas linguales superando en extensión a las bucales (Tabla 12.62). Al igual que en *Prepidolops* y *Punadolops*, las facetas bucales más notorias son la 6 y la 7, las que recorren la postparacrista y premetacrista respectivamente. El desgaste apical es bajo; esto, sumado al gran despliegue de la Fase I lingual, permite suponer un importante consumo de materia vegetal en la dieta. Los valores de los índices de desgaste (Tabla 12.62) son consistentes con las tres categorías herbívoras consideradas en este estudio (frugivoría, folivoría y granivoría).

Aunque la evidencia es aún escasa para establecer la dieta de *Incadolops ucayali*, los rasgos morfológicos, el notable despliegue de la faceta de molienda, la gran proporción de facetas linguales y el desgaste apical bajo permiten suponer una dieta frugívora. El tamaño corporal estimado (Tabla 12.62) se encuentra por debajo del percentil inferior de los frugívoros, aunque dentro del rango de variación total de la categoría (Tabla 11.8).

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI /TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	
<i>I. ucayali</i> (n=1)	MUS	0.05	44.2	55.80	48.8	51.2	0.79	1.04	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	27.32

Tabla 12.62. Variables de desgaste y morfométricas para *Incadolops ucayali*.

***Perrodelphys*** Goin Case Woodburne Vizcaíno y Reguero 1999 (fauna de La Meseta)

*Perrodelphys coquinensis* es sólo conocido por un molar inferior aislado (m1? izquierdo) cuyo rasgo más sobresaliente es la compresión anteroposterior del trigónido como producto de la extrema reducción y fusión del paracónido con la ladera posterolingual del protocónido. El metacónido está emplazado posteriormente al protocónido y el talónido es amplio, con el entocónido grande y comprimido lateralmente. El molar es braquiodonte y bunodonte; las crestas, al menos las del trigónido, son cortas.

Las únicas variables morfométricas que se pueden cuantificar sobre este espécimen son el relieve, que resultó inferior a 0.2 y el PWA que resultó menor a 40° (Tabla 12.63). El desgaste molar no se puede cuantificar pero se observa un gran despliegue de la faceta 10 de molienda y las facetas de corte parecen estar reducidas. Sólo son evidentes la 6 y la 7 sobre las laderas del hipocónido, las que son relativamente extensas. Las facetas de corte del trigónido están reducidas debido a la gran compresión anteroposterior del mismo. La faceta 9 sobre el entocónido no se puede observar ya que el espécimen está roto en esa región.

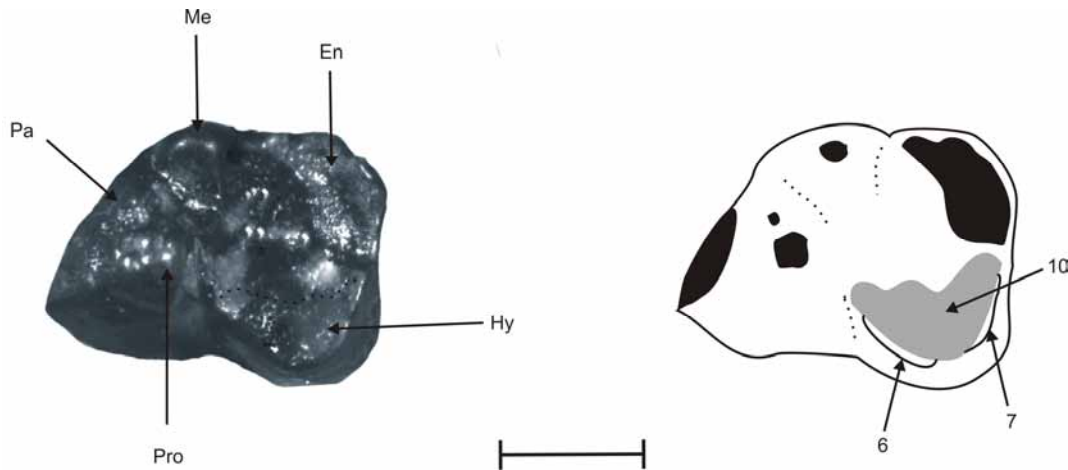


Figura 13.63. *Perrodelphys coquinensis*. Vista oclusal de un m1? izquierdo (MLP 96-I-5-11) con la nomenclatura cuspidal y dibujo esquemático mostrando la faceta de molienda 10. Las zonas negras que no delimitan cúspides corresponden a las partes rotas del espécimen. Escala: 1mm.

En líneas generales, el desgaste parece estar dominado por la Fase II. Esto, sumado al relieve notablemente bajo y al ángulo también bajo de inclinación de la pared distal del talónido permiten suponer una dieta predominantemente frugívora para *Perrodelphys*. La masa corporal estimada para *P. coquinensis* (Tabla 12.63) está en el rango delimitado por los cuartiles inferior y superior de los frugívoros (Tabla 11.8) y se halla ligeramente por debajo de la mediana para esta categoría.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI/TAL	ATAL/TRI	LTAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RGA	PWA	
<i>P. coquinensis</i>	SAPO	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0.08	NA	NA	NA	NA	NA	38.55	204.46

Tabla 12.63. Variables de desgaste y morfométricas para *Perrodelphys coquinensis*.

## ROSENDOLOPIDAE

### ***Rosendolops*** Goin y Candela 1996 (Barranquense- La Cantera)

Los molares superiores de las especies de este género son trapezoidales en vista oclusal, con el borde labial más ancho que el lingual y el borde anterior más largo que el posterior. Esto se debe a la diferencia en el tamaño entre el protocono y el metacónulo, siendo el primero mucho más amplio. Las cúspides estilares presentes en los molares de *Rosendolops* son la StA (diminuta), la StB (proporcionalmente enorme) y la StD (también de gran tamaño, aunque menor que la StB). El paracono es más pequeño que el metacono y ambas cúspides están comprimidas lateralmente y muy próximas a la StB y la StD respectivamente. La centrocrista es abierta y la postmetacrista es más larga que la preparacrista, la que está muy reducida. La cuenca del trígono es amplia y llega hasta el margen labial de los molares debido a la apertura de la centrocrista. No hay paracónulo y el cóngulo anterior está bien desarrollado. La dentición inferior es desconocida.

Aunque se carece de la dentición inferior para establecer las relaciones oclusales en este género, la distribución del desgaste apical y la morfología y disposición de las facetas de molienda permiten elaborar un modelo hipotético de oclusión. Las cúspides estilares StB y StD muestran un importante desgaste apical al igual que el paracono y el metacono. En estadíos avanzados de desgaste se observa sobre las laderas de las cúspides estilares que dan a la cuenca del trígono un desgaste que probablemente represente una extensión de las facetas 6 y 7. Estas facetas se desarrollan a lo largo de la postparacrista y premetacrista que están dirigidas hacia el margen labial. La faceta 7 además se observa sobre la cresta mesial del metacónulo próxima a la base del metacono. La faceta 1 de corte es notable a lo largo de la postmetacrista y la 2 sobre la preparacrista está poco desarrollada. La faceta 3 sobre la ladera mesial del protocono se extiende hasta la base del paracono. La faceta 8 es muy corta y la 4 está bien desarrollada, constituyendo con la 1 las principales facetas de los molares superiores. La única faceta de molienda desarrollada es la 10, en la cara interna del protocono. El patrón de desgaste de las especies de *Rosendolops* no difiere notablemente del patrón tribosfénico generalizado. La diferencia más importante con el de este último es la labialización de los contactos apicales durante los estadíos iniciales de la masticación en *Rosendolops*.

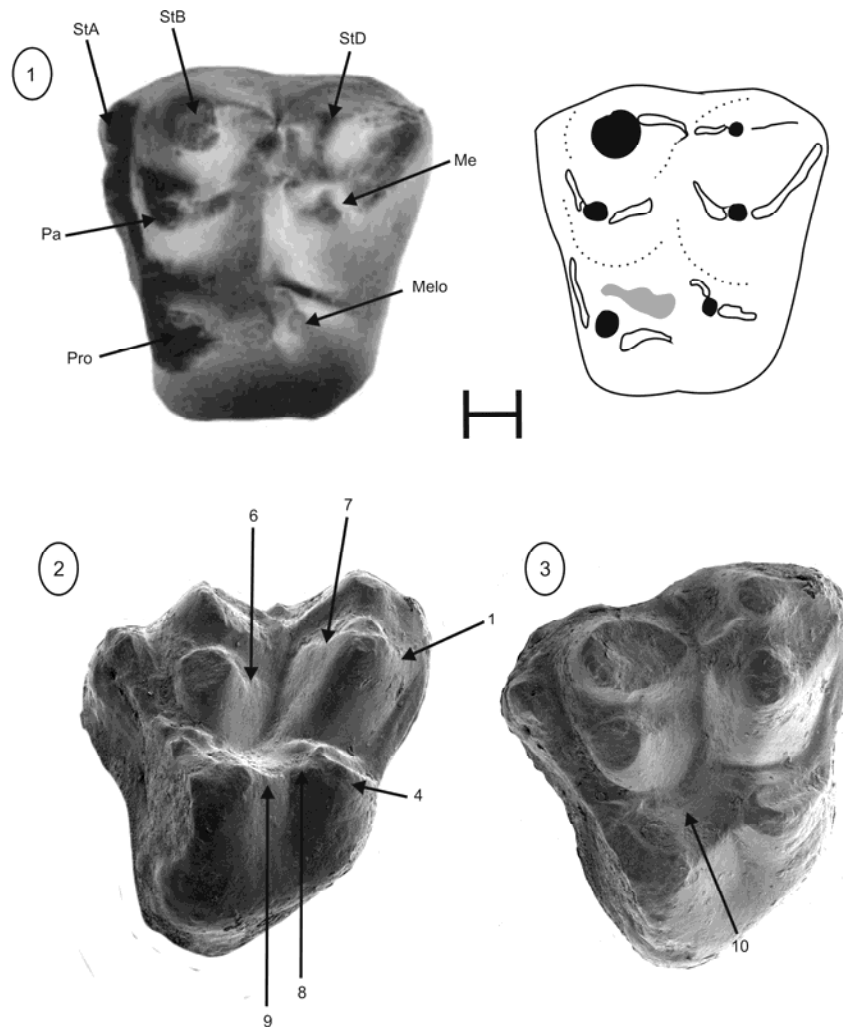


Figura 12.64. *Rosendolops*. 1. *R. primigenium*, vista oclusal de un M2 (MLP 77-VI-14-3, tipo) con la nomenclatura cuspidal izquierda (modificada de Goin y Candela, 1998). Izquierda, dibujo en cámara clara del mismo espécimen donde se observa la distribución y forma de las facetas de desgaste; 2. *R. ebaños*. Vista oclusal de un M3? (MPEF-PV 4449) con las facetas de corte labiales y linguales; 3. Vista lingual del mismo ejemplar con la faceta 10 de molienda.

El análisis cuantitativo del desgaste muestra un ligero predominio de la Fase I por sobre la Fase II (Tabla 12.64). Las facetas de corte bucales son notablemente superiores en extensión con respecto a las linguales, un resultado esperable teniendo en cuenta la morfología trapezoidal de la corona. El desgaste apical es elevado y el valor del índice B/L es notablemente elevado y superior a 3. El índice F1/F2 es ligeramente superior a 1.

*Rosendolops* muestra valores de los índices de desgaste que permiten suponer una dieta insectívora y posiblemente granívora. El procesamiento de insectos duros y granos está sustentado por los elevados valores de desgaste apical y por el valor de F1/F2 inferior a 1. El consumo de insectos blandos está sustentado por el valor de B/L notablemente superior a 3. Sobre esta base, y en concordancia con las estimaciones de tamaño corporal, aquí se hipotetiza una dieta insectívora/granívora para las especies de *Rosendolops*. Dada la gran diferencia de tamaño entre las dos especies es probable

que *R. ebaeos* subsistiera exclusivamente en base a insectos mientras que *R. primigenium* tuviera una dieta compuesta (ver Tabla 11.8 y Fig. 11.14).

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI /TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	
<i>R. primigenium</i>	BAR	0.47	84.62	15.38	43.48	56.52	5.50	1.30	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	103.97
<i>R. ebaeos</i>	Ting	0.32	80.31	19.69	45.6	54.4	4.07	1.19	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	15.03

Tabla 12.64. Variables de desgaste y morfométricas para las especies de *Rosendolops*.

### *Hondonadia* Goin y Candela 1998 (Mustersense)

Los molares superiores de las especies de este género se disponen de forma ligeramente imbricada unos con otros y la serie molar está curvada, con su arco máximo a la altura de los M2-3 –un rasgo también presente en los Bonaparteriiformes Argyrolagoidea. Las cúspides estilares StB y StD son de enormes proporciones, siendo la StD más grande que la StB. La StA y la StE son pequeñas pero visibles y la StC está ausente. El paracono y el metacono están próximos a dichas cúspides aunque, sin embargo, no están fusionados por la base. La cuenca del trígono se extiende hasta el margen labial de los molares debido a la apertura de la centrocrista. La postmetacrista es ligeramente más larga que la preparacrista. El protocono es amplio y se halla en un plano inferior al metacónulo, el que está expandido. Los cúngulos anterior y posterior están bien desarrollados. Los molares inferiores tienen el talónido saliente y el trigónido comprimido lateralmente. El paracónido y el metacónido están muy próximos e incluso pueden fusionarse (*e.g.*, *H. praecipitia*). El cingúlido anterobasal está desarrollado en grado variable y el posterobasal está ausente. El hipocónido es labialmente saliente, el entocónido es la cúspide más alta del talónido y está comprimido lateralmente y el hipoconúlido está presente, con variado grado de desarrollo y ubicado muy próximo al entocónido.

Las relaciones oclusales en las especies de *Hondonadia* indican un patrón similar al de las de *Rosendolops*. Las cúspides estilares StB y StD tienen desgaste apical, al igual que el paracono y el metacono. Sobre las laderas posterior de la StB y anterior de la StD se observan las expansiones labiales de las facetas 6 y 7 respectivamente. Estas facetas se desarrollan a lo largo de la postparacrista y premetacrista. La faceta 1 de corte es notable a lo largo de la postmetacrista y la 2, sobre la preparacrista, está menos desarrollada. La faceta 3 sobre la ladera mesial del protocono es larga y se extiende aproximadamente hasta la mitad del paracono, como consecuencia de la imbricación de los dientes superiores. La faceta 4 en la cara distal del metacónulo es pequeña pero visible, al igual que la 8 sobre la cara mesial del mismo cónulo; la faceta 9 está bien desarrollada. A diferencia de *Rosendolops*, en *Hondonadia* se evidencia la faceta 5 sobre la cara oclusal del metacónulo. Esta faceta está dispuesta paralelamente a la cresta postmetaconular y alcanza mayor extensión en las especies que presentan el metacónulo más expandido (*H. praecipitia*). La faceta 10 está bien desarrollada sobre la cara oclusal del protocono (Fig. 12.65). Al igual que en *Rosendolops*, la faceta 10 de molienda tiene forma de medialuna en los molares superiores y, aunque en los inferiores no se puede determinar su forma precisa debido al desgaste avanzado de los especímenes, el modo en que se han gastado los dientes en esa región permite suponer una morfología facetaria similar a la de los antagonistas superiores. Los movimientos

masticatorios requeridos para generar este patrón de facetas de desgaste son necesariamente oblicuos. Los contactos apicales sugeridos por el desgaste lagunar en los ápices de las cúspides estilares, así como también por la extensión de las facetas 6 y 7 hasta el margen labial son los siguientes: (a) StB + paracono/protocónido; (b) StD/hipocónido; (c) protocono/metacónido y (d) metacónulo/entocónido. En los estadios iniciales de la Fase I el hipocónido debió desplazarse anteriormente para que la posthipocrístida cortara sobre la ladera anterior de la StD (ver Fig. 12.65; 1; faceta 7). Finalmente, durante la fase I lingual el hipocónido debió haberse desplazado lateralmente para culminar en la oclusión céntrica sobre la cara oclusal del protocolo, generando así la faceta 10. El protocónido, por su parte, terminaba ocluyendo sobre la cara interna del metacónulo. En *H. praecipitia*, en la cual la imbricación es menos evidente y el metacónulo está más expandido, el protocónido ocluía sobre el metacónulo distal y sobre el protocono proximal del molar subsiguiente. En esta especie, los movimientos debieron haber sido menos oblicuos, con un notable predominio de la componente ectental. En tal sentido, en esta especie la faceta 5 está dividida y la 10 se encuentra desplazada posteriormente, algo que también ocurre en otros Bonapartheriioidea (e.g., *Gashternia*) y Argyrolagoidea (*Klohnia* y *Epiklohnia*).

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI/TAL	ATAL/TRI	LTAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RGA	PWA	
<i>H. feruglioi</i> (n=1)	MUS	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	132.32
<i>H. pittmanae</i> (n=1)	MUS	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	28.48
<i>H. praecipitia</i> (n=15)	TIN	0.21	48.5	51.5	57.6	42.3	0.94	0.73	0.19	1.20	1.16	1.61	1.15	1.21	59.76	216.55
<i>H. pumilia</i> (n=18)	TIN	0.25	56.99	43.0	45.67	54.33	1.3	1.18	0.26	1.13	0.92	1.78	1.24	1.16	55.05	29.54
<i>H. fierroensis</i> (n=2)	TIN	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0.22	1.14	1.10	1.65	1.24	1.23	57.8	90.96
<i>H. parca</i> (n= 10)	CAN	0.19	53.80	46.2	43.55	56.45	1.1	1.29	0.20	1.33	1.10	1.40	1.13	1.32	56.32	79.07

Tabla 12.65. Variables de desgaste y morfométricas para las especies de *Hondonadia*.

El análisis cuantitativo del desgaste muestra un equilibrio relativo entre las dos fases de la etapa rítmica, tal como lo indican los valores cercanos a 1 del índice F1/F2. A excepción de *H. praecipitia*, que muestra mayor desgaste de molienda (Tabla 12.65), las restantes especies medidas tienen un predominio de la actividad de corte. Con respecto a esta última actividad, las facetas bucales son ligeramente más importantes que las linguales excepto en *H. praecipitia*, en la cual la relación es inversa. El desgaste apical es relativamente alto. Con respecto a los valores de los índices de desgaste, los mismos se encuentran en el rango de las dietas herbívoras con  $B/L < 3$  y F1/F2 alrededor o inferior a 1.

Las variables morfométricas son consistentes con hábitos granívoros y, en menor medida, con hábitos folívoros y frugívoros: aunque no son inferiores a 0.2, los relieves se encuentran muy próximos a ese valor, los ángulos oscilan entre 40° y 70° y los talónidos están expandidos, con valores de los índices superiores a 1. La longitud relativa de las crestas es ligeramente inferior a 1.5 pero ciertamente este índice es variable y no se puede utilizar estrictamente (véase el Capítulo 11).

En función de los resultados aquí obtenidos se estima que la granivoría fue la dieta más probable para las especies de *Hondonadia*. La morfología general de la dentición y las estimaciones de masa



corporal son consistentes con esta asignación dietaria. Sin embargo, el amplio espectro de tamaños ocupados por las distintas especies del género (Tabla 12.65), permite suponer algún tipo de partición del nicho trófico, sobre todo en las especies coetáneas y simpátricas. Aunque existe un amplio rango de variación en la masa corporal de los granívoros (Fig. 11.14), el 75% de las especies se distribuye entre los 27.54 g y los 93.3 g (Tabla 11.8). Este rango de tamaños excluye a las especies más grandes del género (*H. feruglioi* y *H. praecipitia*), motivo por el cual aquí se sugiere (sobre la base de los rasgos morfológicos y del elevado desgaste apical) que estas especies deben haber incorporado otros recursos, como hojas e insectos duros, para complementar su dieta.

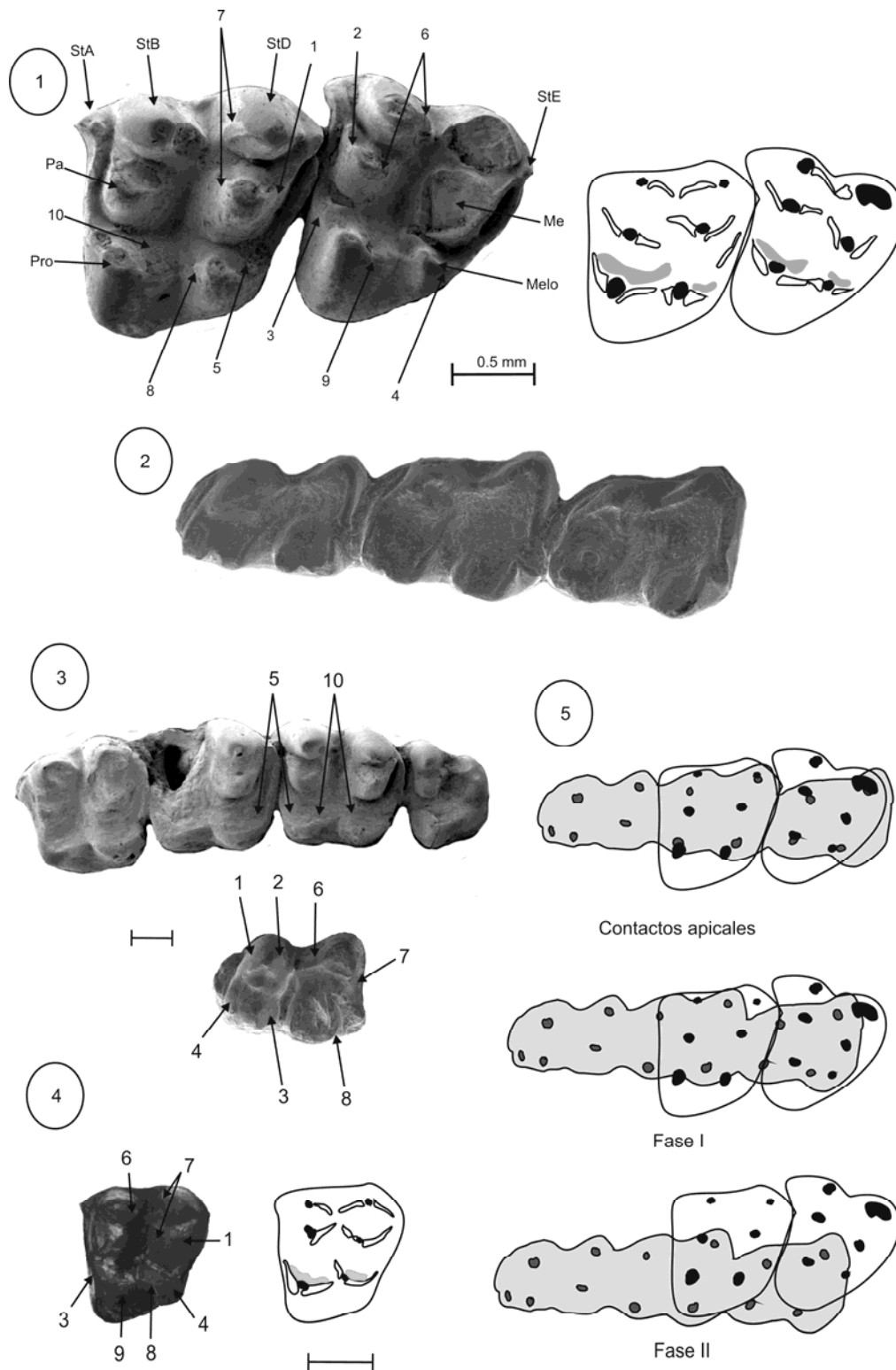


Figura 12. 65. *Hondonadia*. 1. *H. pumilia*, M2-3 izquierdos (MPEF-PV 4239), a la derecha el esquema con la disposición de las facetas de desgaste; 2. m1-3 izquierdos (MPEF-PV 4406); 3. *H. praecipitia*, M1-4 (MPEF-PV 4144) y un M2 (MPEF-PV 4420) en avanzado grado de desgaste; 4. *H. parca*, M2 izquierdo con las facetas de desgaste (MPEF-PV 3823); 5. Esquema probable de oclusión basado en los especímenes de *H. pumilia*. Escala: 0.5 mm.

**BONAPARTHERIIDAE*****Bonaparthierium*** Pascual 1980 (Barranquense-Mustersense)

La dentición superior de las especies de este género se caracteriza por tener caninos muy grandes y premolares que se incrementan en tamaño hacia atrás. Los P2-3 son sectoriales y portan una cresta que no es aserrada. El P3 tiene un talón dispuesto lingualmente que forma una superficie de molienda continua con el protocono del M1. Los molares superiores son cuadrangulares en vista oclusal y tienen las cúspides estilares StB y StD agrandadas y fusionadas por la base con el para- y el metacono respectivamente. Estos últimos son de tamaño menor. El protocono es amplio y el metacónulo está expandido. Las cúspides anteriores están alineadas mesiodistalmente, al igual que lo que ocurre con las posteriores. Los molares superiores disminuyen de tamaño hacia atrás, son de corona baja y bunodontes (Fig. 12.66). La dentición inferior se caracteriza por tener incisivos inferiores que no son procumbentes (sólo se conocen los alveólos) y caninos de gran tamaño. Los premolares inferiores están comprimidos lateralmente; el p1 y el p2 están muy reducidos en tamaño; el p3 está hipertrofiado y tiene una cúspide anterior mayor y otra distal menor, las que están conectadas por una débil cresta. El m1 tiene el trigónido comprimido que forma una cresta continua con el p3. Los molares inferiores son braquiodontes y bunodontes y tienen el trigónido tan ancho como el talónido (excepto el m1). El cíngulo anterobasal está bien desarrollado, mientras que el posterior no es evidente. El trigónido y el talónido están separados por fléxidos que le dan un aspecto relativamente bilobulado a los m2-4. Las caras labiales y linguales de estos dientes son convergentes hacia el plano oclusal. El protocónido es de altura similar al metacónido y el paracónido está ausente o es vestigial, quedando restringido a un ligero abultamiento en el extremo anterior de la preprotocrístida. La postprotocrístida y la postmetacrístida están dirigidas hacia atrás y son paralelas al eje molar. El hipocónido es de similar altura que el entocónido y el hipoconúlido es vestigial y de posición medial en el diente. La crístida oblicua y la posthipocrístida son leves pero visibles. El m4 está reducido en tamaño. Toda la serie molar inferior se halla dispuesta en un ángulo aproximado de 15° con respecto al eje dentario.

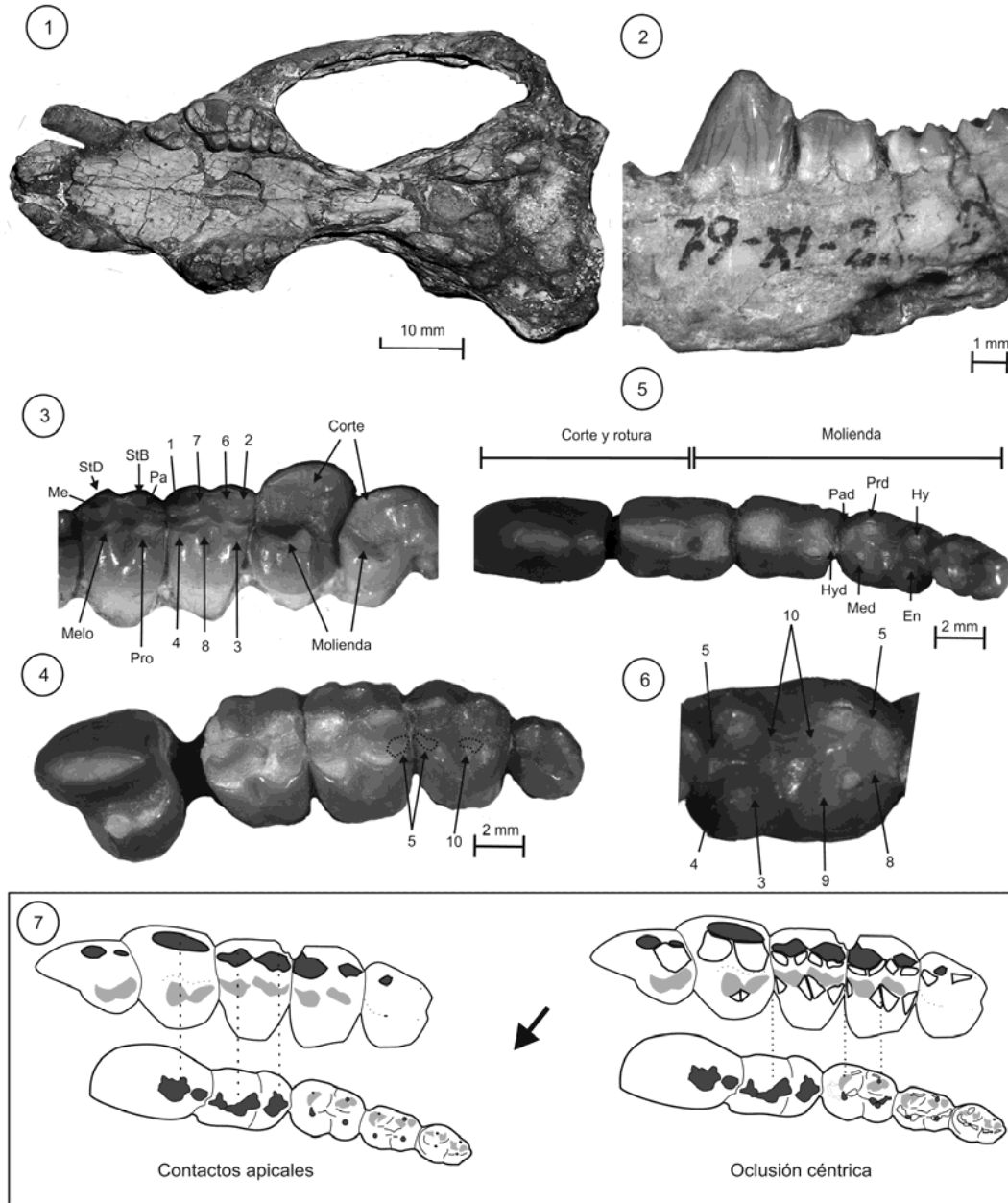


Figura 12.66. *Bonapartherium hinakusijum*. 1. Cráneo en vista palatal (MMP 1408); 2. Mandíbula en vista labial (MLP 79-XI-22-9); 3. P2-M2 en vista lingual (PVL 4018 superior derecho) con las cúspides y facetas de corte; 4. Vista oclusal de los P3-M4 (PVL 4018 superior izquierdo) con las facetas de molienda; 5. p3-m4 en vista oclusal (PVL 4018 inferior izquierdo) con las cúspides y facetas de desgaste; 6. Vista ampliada del m3 mostrando las facetas de molienda y las linguales de corte; 7. Esquemas de oclusión mostrando la relación entre los molares superiores e inferiores durante los estadios iniciales (izquierda) y finales (derecha) de la masticación. La flecha indica el movimiento probable de la mandíbula durante la etapa rítmica.

Las relaciones oclusales descritas más abajo se han planteado en base a la disposición de las facetas de desgaste y se han corroborado mediante la manipulación de los especímenes bajo lupa. Durante la etapa de contactos cuspidales o de punción y rotura del alimento, se produce un contacto entre los ápices de los P3/p3. Este contacto genera facetas lagunares sobre los ápices de ambos dientes que exponen dentina rápidamente. En la cara lingual del P3 se observa una faceta de desgaste de corte con forma bilobulada, la que se corresponde con las suaves inflexiones de la corona del p3 que marcan la base de cada cúspide. Durante el contacto P3/p3, el trigónido del m1 se apoya sobre la StB del M1 mientras que el hipocónido lo hace sobre la StD del mismo diente. Posteriormente, ya durante la etapa rítmica, la mandíbula debe desplazarse anterior y lateralmente con un movimiento neto oblicuo. La Fase II debe comenzar entonces con el protocónido de los molares inferiores apoyando entre el metacónulo distal y el protocono proximal del molar subsiguiente (Fig. 12.66), en tanto que el hipocónido debe situarse entre el protocono distal y el metacónulo proximal. Con esa disposición se generan las facetas 5 y 10 en forma de medialuna que se hallan invertidas en la serie superior con respecto a la inferior (véase más abajo).

		VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							
ESPECIE	SALMA	AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI /TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	MC (g)
<i>B. hinakusijum</i> (n=4)	BAR	0.42	46.96	53.04	53.15	46.85	0.89	0.88	0.01	0.80	0.89	1.00	0.84	0.98	32.97	356.90

Tabla 12.66. Variables de desgaste y morfométricas para *Bonapartherium hinakusijum*.

El análisis del macrodesgaste muestra un predominio de la Fase II por sobre la Fase I (Tabla 12.66). Las facetas de molienda desarrolladas son la 5 y 10, las que ocurren sobre los cíngulos anterior y posterior en los molares inferiores y sobre la cuenca del trígono respectivamente. Ambas facetas toman forma de medialuna con el avance del desgaste y se corresponden con formas similares pero invertidas en sentido labio-lingual sobre los molares superiores (Fig. 12.66). La faceta 5 se dispone en los molares superiores sobre el metacónulo posterior y sobre la parte anterior del protocono. La faceta 10 se desarrolla en los molares superiores sobre la porción anterior del metacónulo y posterior del protocono. Las facetas de corte que se desarrollan son las mismas del esquema de Butler (1952); la única diferencia con respecto a dicho esquema se observa en las facetas 6 y 7, las que se extienden sobre las laderas de la StB y la StD respectivamente. Las facetas bucales alcanzan un desarrollo ligeramente menor que las linguales aunque también son importantes (Tabla 12.66). Los valores de los índices de desgaste se encuentran en los rangos de las categorías herbívoras (frugívoros, granívoros y folívoros). Tanto el índice F1/F2 como el B/L tienen valores inferiores a 1. El desgaste apical es elevado.

Las variables morfométricas muestran valores acordes con el análisis de desgaste. Los valores de relieve entre el trigónido y el talónido son inferiores a 0.2, los valores de PWA inferiores a 40°, los de LC/LT inferiores a 1 y los valores de compresión del talónido son ligeramente inferiores a 1. A excepción de estos dos últimos, todos los índices son más similares a los de los frugívoros que a los de los granívoros y folívoros (Tabla 11.6). Sin embargo, en *Bonapartherium* la molienda tuvo lugar tanto

sobre el trigónido como sobre el talónido, de manera que este índice no es representativo de la real capacidad de molienda de esta especie.

La morfología general de *Bonapartherium*, con cúspides bunoides, el esmalte grueso y los premolares hipertrofiados, adaptados tanto para el corte como para la molienda, sugiere el consumo de alimentos duros y quebradizos como semillas, insectos duros o frutos secos. Las variables de desgaste y morfométricas son consistentes con la granivoría, la frugivoría, la folivoría e incluso, aunque en menor medida, con la depredación de insectos duros. Los valores de equilibrio relativo entre las fases I y II, como así también en las fases bucal y lingual de la actividad de corte, sugieren el procesamiento de materia vegetal. El desgaste apical elevado sugiere el procesamiento de partículas resistentes. La masa corporal estimada para *B. hinakusijum* (356.9 g) se encuentra en el rango delimitado por los cuartiles para los frugívoros e insectívoro/frugívoros. Con respecto a los granívoros, la masa estimada supera el cuartil superior y lo mismo sucede para los granívoros/folívoros. Con respecto a los folívoros estrictos, la masa estimada se halla por debajo del cuartil inferior (ver Tabla 11.8 y Fig. 11.14). En función de lo antes expuesto aquí se estima una dieta mixta para los representantes del género *Bonapartherium*, dieta basada en frutos blandos, semillas, insectos duros e inclusive hojas de dicotiledóneas.

### ***Epidolops* Paula Couto 1952 (Itaboraiense-Mustersense)**

Las especies de este género se caracterizan por poseer una dentición plagiaulacoidea con incisivos procumbentes y premolares hipertrofiados y sectoriales. Tanto en la serie superior como inferior hay una gran diastema a la que le siguen el P2 y el P3. El P2 es pequeño y está pegado a la base del P3, el cual es hipertrofiado y sectorial. La cresta de este diente es aserrada en su parte distal y está orientada a 40 ° con respecto al eje anteroposterior de la serie molar. Este diente es subtriangular en sección y está ensanchado posteriormente. Los molares superiores son cuadrangulares en vista oclusal y disminuyen su tamaño hacia atrás. El M4 es muy reducido. Las cúspides estilares StB y StD son de gran tamaño, con el paracono y el metacono pequeños y adosados a su base. El paracono y el metacono están unidos a la StB y la StD mediante la postparacrista y la premetacrista. Como consecuencia, la centrocrista está abierta. La StB y la StD emiten sendas crestas anteriores y posteriores. El protocono y el metacónulo son de tamaño similar y ambos presentan unas débiles crestas transversales que se dirigen a la base del paracono y metacono, respectivamente. En la serie inferior el p2 está pegado a la base del p3, el cual es hipertrofiado, sectorial y subtriangular en sección, con la cresta orientada a 40° respecto del eje molar. Los molares inferiores están mesiodistalmente elongados y con los trigónidos y talónidos claramente diferenciados. El trigónido está lateralmente comprimido en el m1. El paracónido es una cúspide diminuta conectada con el protocónido por una paracristida débil. El metacónido es la cúspide más alta del trigónido y se conecta con el protocónido por una postmetacristida, la que es débil en el m1 y marcada en los m2-3. Posterior al metacónido hay una serie de pequeñas cúspulas que forman el borde posterolingual del trigónido. El talónido es amplio, con el hipocónido ligeramente más grande que el entocónido; ambos están conectados por el cingúlido posterior que está ensanchado en forma de plataforma.

La dinámica masticatoria en *Epidolops* está determinada por la posesión de incisivos procumbentes y de premolares sectoriales, tanto en la serie superior como en la inferior. Esta morfología determina la separación clara de las actividades masticatorias en tres etapas funcionales distintas: incisión, rotura-corte y molienda.

**Incisión:** La función primordial de los incisivos es la de capturar el alimento. Esta actividad puede llevarse a cabo mediante el uso conjunto de los incisivos superiores e inferiores para asir las partículas de alimento o mediante el uso de los inferiores, exclusivamente para punzarlas. En ambos casos la mandíbula requiere de movimientos anteriores para obtener el alimento y de movimientos verticales para mantenerlo o atravesarlo. En *Epidolops* la mandíbula tenía la capacidad de trasladarse anteriormente una distancia de al menos 2.04 mm, distancia que constituye la diferencia entre la longitud mesiodistal de la fosa glenoidea y la longitud mesiodistal de la cara superior del cóndilo mandibular.

**Rotura-corte:** la rotura de las partículas obtenidas se llevaba a cabo en el complejo sectorial. El mismo está caracterizado por la presencia de un tercer premolar superior hipertrofiado, cuya cresta se orienta 40 ° respecto del eje molar, así como también por un tercer premolar inferior, también hipertrofiado ( $h = 4.34$  mm,  $L = 4.6$  y  $A = 4.11$ ) y con la cresta orientada en el mismo ángulo. La oclusión entre ambos dientes se llevaba a cabo mediante el contacto entre las caras lingual del superior y labial del inferior (Fig. 12.67; 9). Estos contactos quedan evidenciados en las facetas de desgaste que tienen lugar sobre las caras laterales de ambos premolares adyacentes a la cresta (Fig. 12.67; 3). Esta disposición de las crestas y las facetas de desgaste requiere de un desplazamiento mandibular vertical con una importante componente anterior (tales movimientos se corroboran mediante la manipulación de los calcos de ambas series dentarias). La morfología de la mandíbula de *Epidolops* indica que las mayores fuerzas de corte y compresión fueron aplicadas a la altura del contacto p3-m1. La altura del dentario es superior en ese punto al resto de la rama horizontal, lo cual sugiere que la fuerza resultante de los músculos aductores era máxima en ese punto del eje dentario (Fig. 12.67; 2). Esto permite suponer que los elementos procesados por este complejo sectorial presentaban resistencias elevadas a la fractura, como semillas, nueces o insectos de tipo 4 o 5. Con respecto al tamaño de las partículas rotas por los premolares, la altura de estos dientes debe haber sido restrictiva de la amplitud de la mandíbula. El P3 tienen una altura promedio de 4.82 mm y el p3 de 7.7 mm, de manera tal que para que se produjera el contacto apical entre ambos dientes debe haber existido una apertura mínima similar a la suma de las alturas. No se puede establecer con precisión la magnitud de la apertura mandibular hasta tanto se realicen estudios biomecánicos precisos.

**Molienda:** los molares de *Epidolops* están adaptados para la molienda y tienen una capacidad de corte muy limitada. El análisis del macrodesgaste muestra un notable predominio de la Fase II por sobre la Fase I (Tabla 12.67). Las facetas 5 y 10 están bien desarrolladas y ocupan casi toda el área oclusal. En estadíos avanzados de desgaste estas facetas se volvían coalescentes, generando una área continua de molienda sobre la cara oclusal que arrasaba las débiles crestas transversales presentes en los molares superiores e inferiores. La faceta 5, que está dividida, tiene lugar sobre la porción más distal del

metacónulo y la porción mesial del protocono. Esta disposición se debe al ensanchamiento de los cíngulos anterior y posterior, los que forman parte de la superficie oclusal (Fig. 12.67; 3-6). En los molares inferiores la faceta 5 se desarrolla sobre la cara anterior e interna del protocónido y sobre el cíngulo posterior. La Fase I alcanza un desarrollo limitado aunque están presentes todas las facetas de desgaste del esquema de Butler (1952) (excepto en los M4/m4 que están muy simplificados). Las facetas bucales y linguales son casi equivalentes (Tabla 12.67). Las facetas 6 y 7 en el M2 se expanden hasta el margen bucal del diente y tienen lugar sobre las crestas posterior de la StB y anterior de la StD. Las restantes facetas se disponen de manera equivalente al esquema de Butler (1952). Con respecto a los movimientos masticatorios durante la oclusión de los molares o etapa de molienda, los mismos están dirigidos por la disposición oblicua ( $40^\circ$ ) de la cresta del P3/p3 con respecto al eje molar. Antes de que tuviera lugar la oclusión molar, las cúspides de los P3/p3 se contactaban en lo que se ha denominado etapa de corte y rotura. En ese momento la disposición de los molares era la que se observa en la Figura 12.67. El protocónido del m1 estaba directamente enfrenteado con la ladera posterior de la StB del M1, mientras que el hipocónido se enfrentaba a la ladera posterior de la StD del mismo diente. A medida que los molares inferiores se acercaban a los superiores guiados por los premolares, se adelantaban ligeramente de manera tal que, en la oclusión, los contactos cuspidales eran los siguientes: protocónido/StB; hipocónido/StD; metacónido/protocono y entocónido/metacónulo. La oclusión céntrica se llevaba a cabo con el protocónido apoyando sobre los cíngulos posterior y anterior del molar subsiguiente y el hipocónido sobre la cuenca del trígono. Esta disposición se ve claramente en la oclusión del m2 inferior, donde el protocónido se dispone sobre el cíngulo posterior del M1 y el anterior del M2, en tanto que el hipocónido ocluye con la cuenca del trígono del M2 (Fig. 12.67). En el m1 se puede observar cómo la preprotocrístida contacta con la base posterior del P3, dejando una faceta elíptica con el eje mayor en la dirección del movimiento. Aunque los movimientos masticatorios ocurrían en el plano oclusal a un ángulo de  $40^\circ$  con respecto al eje molar, el movimiento efectivo de la mandíbula es mucho más oblicuo. Esto se debe a que el eje molar se orienta a  $17.5^\circ$  con respecto al eje dentario, de manera tal que el ángulo real de desplazamiento mandibular debe haber sido equivalente a la suma de los anteriores ( $57.5^\circ$ ; Fig. 12.67). Esta disposición de los elementos dentales inferiores puede interpretarse como una vía de aprovechamiento máximo de las capacidades de los músculos pterigoides interno y masetero superficial, a los efectos de generar movimientos ectentales. Los movimientos anteriores deben haber sido ejercidos por el masetero casi exclusivamente, ya que la línea de acción de la fuerza del temporal no parece tener enfatizada la componente anterior, estando el cóndilo mandibular a la misma altura relativa que el plano oclusal. Un proceso coronoides bajo respecto del cóndilo mandibular refleja mayores componentes horizontales de la fuerza del temporal.



		VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							
ESPECIE	SALMA	AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI/TAL	ATAL/TRI	LTAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RGA	PWA	MC (g)
<i>E. ameghinoi</i> (n= 4)	ITA	0.03	55.66	44.34	75.45	24.55	1.26	0.33	0.02	0.99	1.1	1.00	1.12	1.35	25	412.48
<i>E. sp. 1</i> (n=8)	ITA	0.07	53.60	46.40	70.33	29.67	1.16	0.43	0.02	1.15	0.97	NA	0.98	1.17	28	162.60
<i>E. sp. 2</i> (n=7)	ITA	0.05	53.95	46.05	66.87	32.69	1.17	0.49	0.015	1.02	1.1	NA	1.01	1.26	31	311.99
<i>E. redondoi</i> (n=1)	MUS	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	126.68*

Tabla 12.67. Variables de desgaste y morfométricas para las especies de *Epidolops*. (\*) El valor de masa corporal es aproximado, ya que el ancho del m2 está basado en una medida alveolar.

Las variables morfométricas de la dentición molar muestran valores consistentes con la granivoría, la frugivoría y la folivoría. Los relieves son inferiores a 0.2, el ángulo de la pared distal del trigónido es inferior a 40°, los índices de compresión del talónido son equivalentes a 1 y la longitud relativa de las crestas es inferior a 1.5.

Los índices de desgaste son consistentes con una dieta basada en frutos blandos, semillas y hojas. El valor notablemente bajo del índice F1/F2 concuerda con la frugivoría y la folivoría, mientras que los valores notablemente bajos de B/L con las tres categorías.

Los resultados de desgaste aquí obtenidos son consistentes con una dieta mixta basada en alimentos duros y quebradizos (semillas, frutos secos e insectos duros), que deben haber sido efectivamente procesados por los premolares, como así también por alimentos más resistentes que requerían de un trabajo intensivo de molienda en la batería molar (hojas) y por frutos turgentes que no requerían más que leves fuerzas de compresión para ser fraccionados. Los movimientos masticatorios oblicuos son consistentes con la folivoría, tal como se puede observar en los marsupiales folívoros vivientes (Tabla 11.1). Un rasgo notable de *Epidolops* es la posesión de premolares hipertrofiados tanto en la serie superior como en la inferior. Esta característica debe haber sido restrictiva para el tamaño de semillas efectivamente fragmentadas por estos dientes, ya que las aperturas mandibulares están restringidas por la capacidad de rotación del cóndilo mandibular sobre su eje transversal. En función de las alturas de ambos premolares se puede establecer de manera aproximada que la apertura mínima de la mandíbula debe haber sido cercana a los 12.5 mm, distancia que constituye la suma de las alturas promedio de ambos premolares.

La masa corporal estimada para las distintas especies de *Epidolops* oscila entre los 100 g y los 500 g. Este rango de tamaños se encuentra por encima del tercer cuartil para la granivoría estricta, lo cual sustenta la hipótesis de una dieta mixta compuesta por granos y frutos de consistencia blanda, como así también por hojas. En este sentido, es interesante notar que los marsupiales vivientes con dentición plagiaulacoidea tienen una dieta mixta basada en semillas y bayas. *Burramys parvus* (Burramyidae) utiliza su diente hipertrofiado para remover el exoesqueleto de polillas y la cobertura resistente de semillas (Turner y McKay, 1989). Sin embargo, la masa corporal de *Burramys* es, en promedio, de 44.3 g (McNab, 2005), un valor muy inferior al de las especies de *Epidolops*. En tal sentido, es probable que *Epidolops* subsistiera sobre una dieta con un alto porcentaje de frutos y hojas dado su elevado tamaño corporal con respecto a los granívoros e insectívoros.

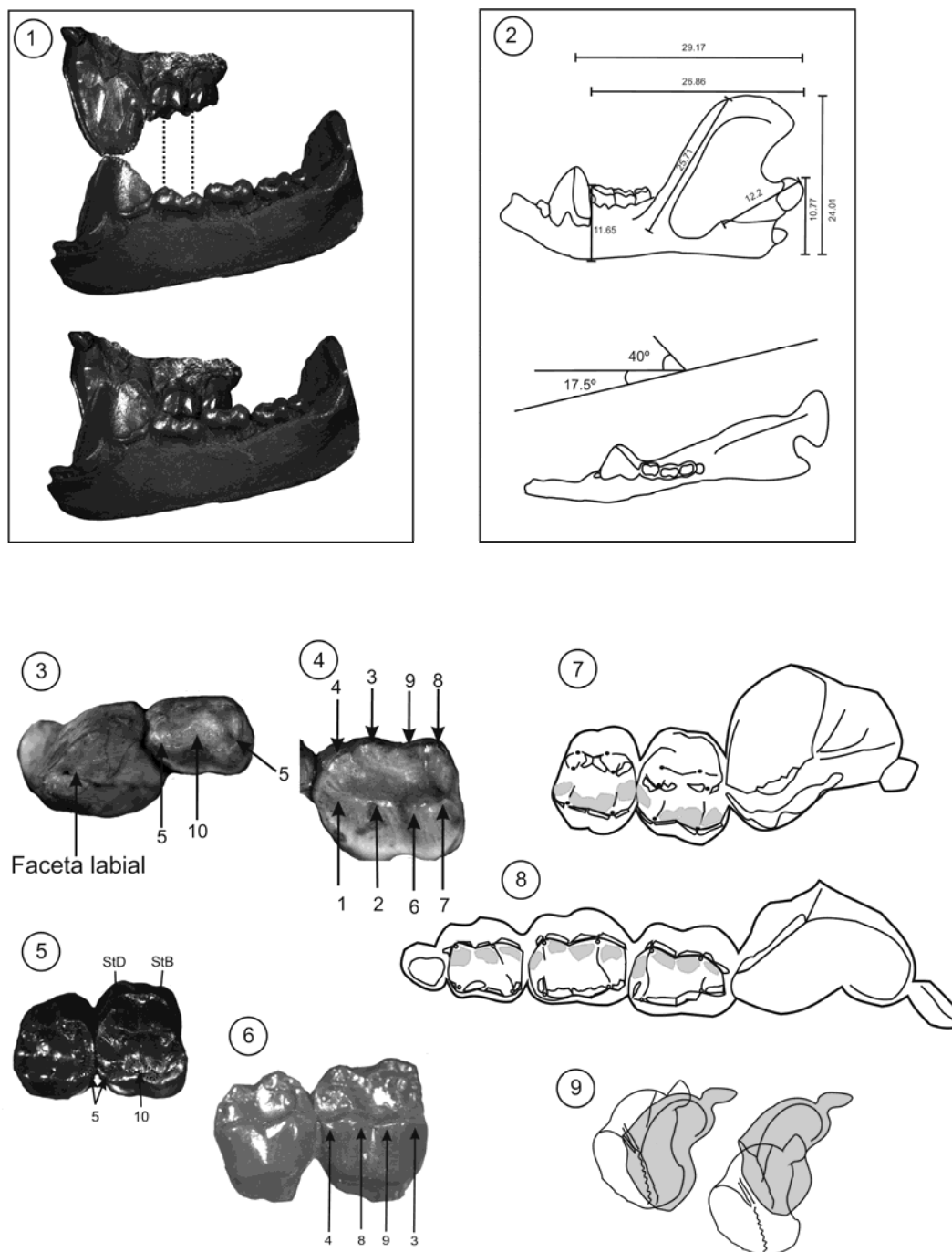


Figura 12.67. *Epidolops ameghinoi*. 1. Dentición superior e inferior antes y durante la oclusión (calco superior MNRJ 1407 y calco inferior MNRJ 89-V-4); 2. Esquemas en vista labial (arriba) y oclusal (abajo) de una mandíbula derecha con medidas lineales y angulares; 3. Vista oclusal de los p1-m1 (MLP A-68) con la faceta labial del p3 y las de molienda del m1; 4. Vista labial del mismo espécimen con las facetas desgaste; 5. M1-2 (MNRJ 2492) en vista oclusal con las cúspides y facetas de molienda; 6. Vista lingual del mismo espécimen con las facetas linguales de corte; 7-8. Esquemas de desgaste para la dentición superior e inferior, respectivamente; 9. Esquemas de oclusión de los P3/p3 (en gris el inferior).

GASHTERNIIDAE***Gashternia* Simpson 1935 (Itaboraiense-Riochiquense-fauna de Paso del Sapo)**

La única dentición antemolar conocida para los representantes del género corresponde al P3 de *G. carioca*; este diente, de aspecto muy peculiar, está comprimido lateralmente y presenta un talón lingual que constituye el área de molienda (Fig. 12.68). La región sectorial del diente está compuesta por tres cúspides, con la central de mayor tamaño, y dos pequeñas cúspulas situadas en el extremo anterior y el posterior de la hoja cortante. Cada cúspide está unida por una cresta angulosa. Los molares superiores son cuadrangulares y braquiodontes, muestran un amplio desarrollo del protocono y el metacónulo que a su vez están unidos a los cíngulos anterior y posterior respectivamente, formando una área de molienda continua. Las cúspides estilares B y D son grandes y están fusionadas al paracono y al metacono respectivamente, estando conectadas con estas cúspides mediante la postparacrista y la premetacrista. La StA y la StE son diminutas y desaparecen con el desgaste. La StC está ausente. La centrocrista es abierta. Las crestas más largas de los molares superiores son la preprotocrista, que tiene aspecto semicircular, y la cresta postmetaconular que es recta; ambas se extienden hasta el margen labial de los molares. Los molares inferiores son rectangulares en vista oclusal, con los trigónidos ligeramente más cortos que los talónidos. El metacónido es la cúspide más alta del trigónido y tiene al paracónido adosado a su base. El protocónido forma una cuenca amplia y emite dos crestas largas, una anterior recurvada (la preprotocrístida) y otra posterior recta que lo conecta con el metacónido (la postprotocrístida). El talónido es amplio, el entocónido es la cúspide más alta y es de aspecto cónico. La crístida oblicua es semicircular y la posthipocrístida es corta y recta.

Las relaciones oclusales en *Gashternia* son similares a las de los restantes bonaparteriformes. Los contactos apicales StB/protocónido, StD/hipocónido, protocono/metacónido y metacónulo/entocónido son los que determinan los estadios iniciales de la masticación. Con respecto a la situación del P3 y su antagonista inferior (aun desconocido para el género), es probable que, durante los contactos oclusales, ambos ocluyeran de modo similar a *Bonaparterium* (Fig. 12.68). Dado que se observa desgaste apical en las tres cúspides principales de la hoja sectorial del P3 y también en la cúspide que constituye el talón, el antagonista inferior debió haber tenido una estructura similar capaz de generar tales contactos. Este diente muestra, adicionalmente, facetas de desgaste lateral intercuspidal, producto del estrés de corte, así como también una faceta en la base del talón que es atribuible al contacto con el protocónido del m1 (faceta 5). El análisis de la disposición de las facetas 5 y 10 en los molares superiores con respecto a los inferiores permite conocer el movimiento de desplazamiento del hipocónido durante las fases I y II. Partiendo de los contactos cuspidales antes mencionados, el hipocónido debe desplazarse en sentido lateral y anterior para generar la faceta 10 de molienda sobre la cara distal del protocono y mesial del metacónulo. Esta faceta tiene forma de medialuna; en los molares inferiores tiene una forma similar pero invertida en sentido labio-lingual. La faceta 5, que en los molares inferiores también forma de medialuna, en los superiores se halla dividida sobre la cara proximal del protocono y distal del metacónulo, ocupando también el cíngulo posterior.

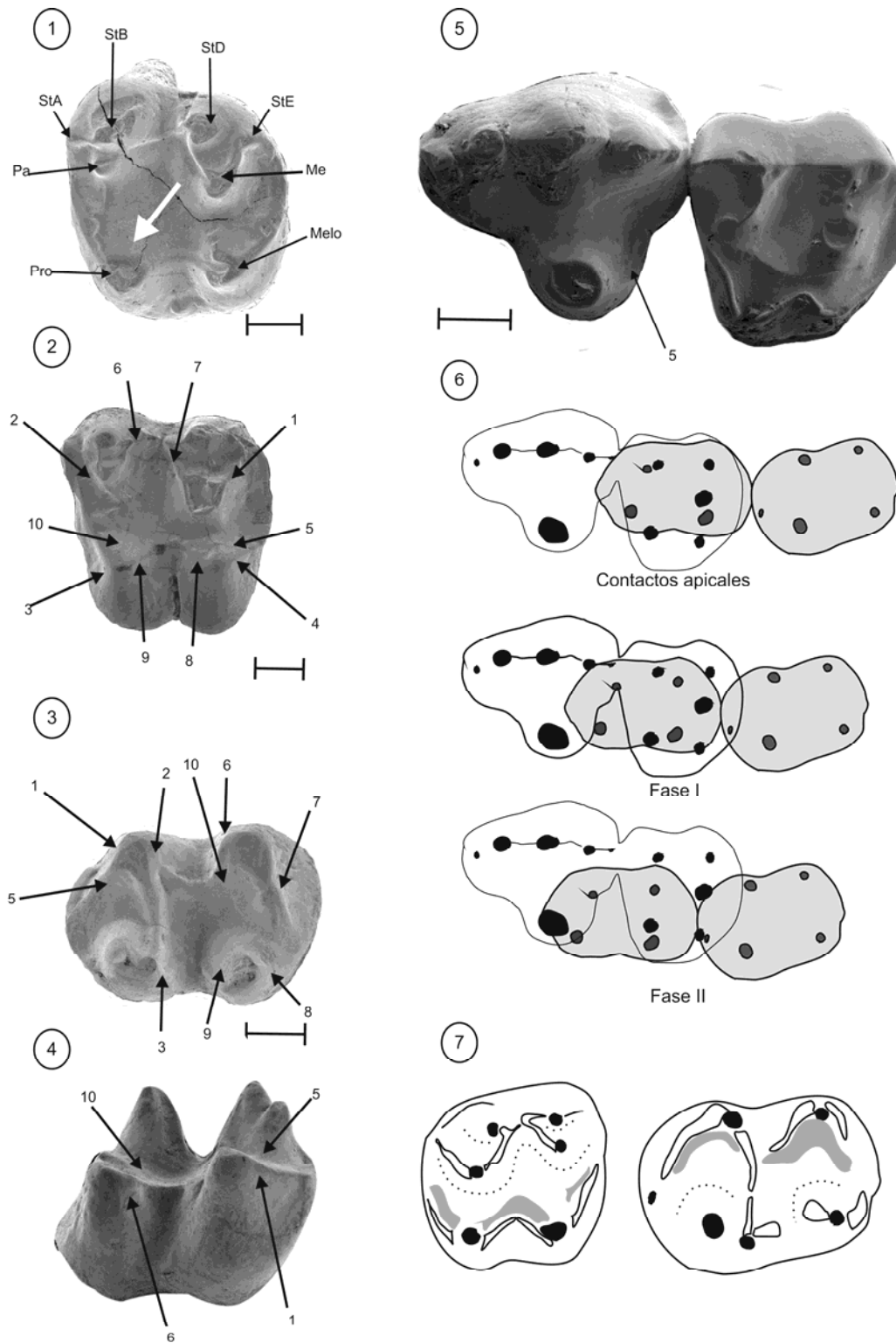


Figura 12.68. *Gashternia*. 1. *G. ctalehor*, M3 con la nomenclatura cuspidal (LIEB-PV 1068). La flecha indica la dirección de movimiento del hipocónido durante la Fase I; 2. M2 con las facetas de desgaste del patrón superior (LIEB-PV 1133); 3. m2 con las facetas de desgaste del patrón inferior (LIEB-PV 1170); 4. vista labial del mismo espécimen; 5. *G. carioca*, P3-M1 (MCN-PV 1801); se indica la faceta generada por el contacto con el protocónido del m1; 6. Esquemas probables de oclusión basados en los contactos cuspidales y la forma y disposición de las facetas de desgaste; 7. Patrones de desgaste mostrando (en gris) las facetas de molienda. Nótese la disposición inversa de las facetas 5 y 10 en un molar superior (izquierda) y uno inferior (derecha). Escala: 1 mm.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI /TAL	ATL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	
<i>G. sp. nov</i>	ITA	0.13	49.19	50.81	56.76	43.24	0.97	0.76	0.04	0.74	0.88	1.49	1.81	1.03	55	1024.02*
<i>G. carioca</i>	ITA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	823.27*
<i>G. ctalehor</i>	SAPO	0.17	51.32	48.68	51.33	48.67	1.05	0.95	0.01	1.20	1.08	1.66	1.65	1.13	66.4	1950.56

Tabla 12.68. Variables de desgaste y morfométricas para las especies de *Gashternia*. (\*) Los valores estimados corresponden a la estimación con las ecuaciones de Gordon (2003), ya que no se conocen m2 para utilizar la fórmula para especies plagiaulacoideas.

El análisis cuantitativo del desgaste muestra un ligero predominio de la Fase II sobre la Fase I (Tabla 12.68). Las facetas de corte linguales son equivalentes a las labiales, comprendiendo alrededor del 50% del desgaste de corte (Tabla 12.68). El desgaste apical es moderado y los valores de los índices B/L y F1/F2 son equivalentes o menores a 1. Comparando estos valores con aquellos de la Tabla 11.6 se puede observar que los mismos son consistentes con las dietas herbívoras (frugívoros, folívoros y granívoros). Los valores de desgaste apical moderados son más consistentes con la folivoría y la frugivoría que con la granivoría. Las variables morfométricas son consistentes con las tres categorías dietarias. Los relieves son inferiores a 0.2, los talónidos están poco comprimidos o ligeramente expandidos en relación a los trigónidos y los valores de LC/LT son superiores a 1.5. Este último índice permite inferir una dieta predominantemente folívora, inferencia que está sustentada también por la gran componente lingual de los movimientos masticatorios inferidos.

Aunque los valores de desgaste y morfométricos no permiten discernir con claridad la categoría dietaria más probable, la morfología general de los molares y la masa corporal estimada permiten suponer que la folivoría fue la dieta primordial, aunque tal vez no exclusiva, de las especies de *Gashternia*. Si se compara su morfología oclusal con aquella de los marsupiales folívoros vivos (e.g. *Phascolarctos cinereus*, *Pseudocheirus pregrinus*) se encuentran notables semejanzas. Aunque estos últimos tienen molares selenodontes, en *Gashternia* se observa una morfología similar pero con la “V” anterior más labializada y de menor tamaño que la posterior. La morfología de las cúspides linguales en los molares superiores es muy similar entre los folívoros australianos y *Gashternia* (Fig. 12.68). La disposición y forma de las facetas de desgaste en *Gashternia*, particularmente las de molienda, es similar a las de los folívoros vivos. Esta semejanza es mucho más notable con *P. cinereus*, ya que la

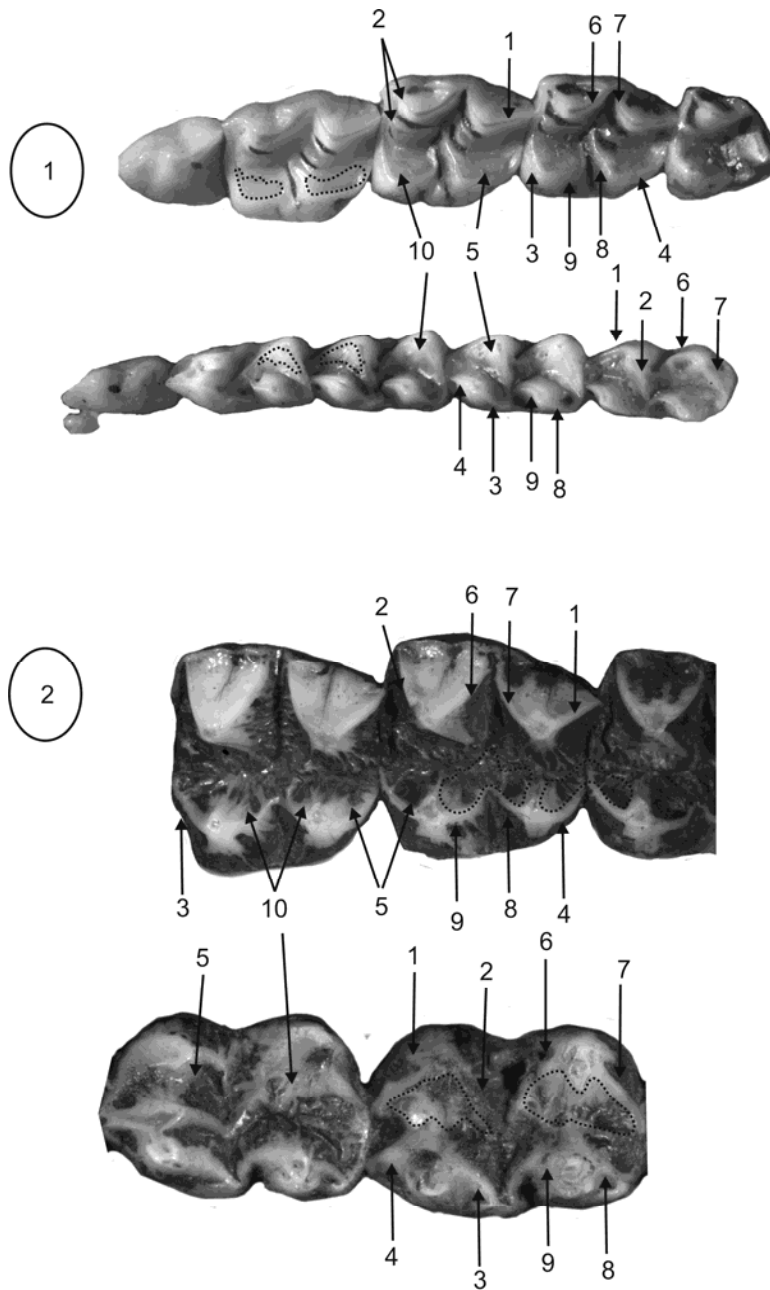


Figura 12.69. Marsupiales folívoros vivos. 1. *Pseudocheirus peregrinus*, vista oclusal de los P3-M4 y los p3-m4 (MLP 91-IV-10-2) mostrando la disposición de las facetas de desgaste; 2. *Phascolarctos cinereus*, vista oclusal de los M1-2 y los m1-2 (MLP 2-III-96-4). Sin escala.

faceta 5 está dividida, en los molares superiores, entre el protocono mesial y el metacónulo distal, mientras que la faceta 10 se dispone sobre el protocono distal y el metacónulo mesial (Fig. 12.69). En los molares inferiores, la semejanza morfológica es menos evidente. Las cúspides linguales están más comprimidas lateralmente en los folívoros australianos que en *Gashternia*. A diferencia de este último, en los marsupiales folívoros dichas cúspides forman sendas hojas cortantes. Los rasgos morfológicos de *Gashternia* son consistentes con la folivoría y los resultados de los índices de desgaste y morfométricos sustentan esta hipótesis. La masa corporal estimada se halla dentro de los límites definidos por los cuartiles inferior y superior de la categoría folívoros estrictos (Tabla 11.8 y Fig. 11.14).

## BONAPARTHERIIFORMES ARGYROLAGOIDEA

En los Argyrolagoidea ocurre una reorganización de las principales cúspides, un proceso de “captura y reconversión” de crestas (véase Goin, 2006; Goin et al., 2010; Zimicz, 2011, y la bibliografía citada en estos trabajos) y una adición de nuevas estructuras (neocúspides) que condicionan el patrón de desgaste y oclusión de la superfamilia. Las mayores transformaciones ocurren en los molares inferiores, allí se produce un desplazamiento progresivo del protocónido desde su ubicación labial ancestral hasta el margen lingual del diente. En su lugar aparece una nueva cúspide, el ectostílido, que en los géneros más especializados se transforma en la mayor cúspide labial del molar argirolagoideo. La postprotocrístida experimenta un proceso de captura por parte del ectostílido que se evidencia en los estadios intermedios observados en los géneros paleógenos (*Praedens*, *Klohnia* y *Epiklohnia*). Dado su complejo patrón morfológico, los Argyrolagoidea presentan un esquema propio de facetas de desgaste (Tabla 12.69) que difiere en varios aspectos del de Butler (1952) debido a la reorganización cuspidal. A fin de establecer comparaciones con este último esquema, aquí se utilizó la nomenclatura de facetas de Butler siguiendo un criterio netamente topográfico; sin embargo, la mayoría de las facetas se desarrollan en los Argyrolagoidea sobre cúspides distintas a las del patrón general de los mamíferos (Tabla 12.69).

Las hipótesis de homologías cuspidales para los Argyrolagoidea seguidas en este trabajo están basadas en Goin *et al.* (2010) y Goin y colaboradores (datos personales). Estos autores sugieren que tanto *Praedens* como *Klohnia* pueden representar argirolagoideos generalizados y notan la existencia de una cúspide neomórfica en el trigónido de sus molares inferiores; la misma se ubica labial y posteriormente al protocónido, por delante del hipocónido. En el caso de *Praedens aberrans*, es visible el contacto de la postprotocrístida no con la postmetacrístida del metacónido, sino con esta neocúspide que los autores denominaron ectostílido. Esta neocúspide está presente en *Klohnia major* y *Epiklohnia verticalis*, con mayores dimensiones que en *P. aberrans*, y el contacto entre la misma y el protocónido es menos evidente pero existe. Esta interpretación de las cúspides en los argirolagoideos generalizados es extensiva a los taxones más especializados de la Familia Argyrolagidae. Sobre esta base, Goin y colaboradores (datos personales) plantean que las cúspides que conforman el molar de los Argyrolagidae son las siguientes: en el lóbulo anterolabial se ubica el ectostílido (neocúspide); en el lóbulo anterolingual se dispone el protocónido; en el lóbulo posterolabial, el hipocónido; y en el lóbulo posterolingual, el entocónido. Con respecto a los molares superiores, Goin *et al.* (2010) utilizaron la terminología de Hershkovitz (1971) para denominar como plataforma epiconular a la estructura ubicada en el extremo anterolabial del molar argirolagoideo generalizado, por debajo de la StA. El uso de esta terminología no implica, sin embargo, homología alguna con las estructuras homónimas del molar euterio. Siguiendo el mismo criterio y la misma terminología, aquí se identifica una nueva estructura en los molares superiores de *Klohnia* y *Epiklohnia*, que se denomina estilocónulo y es la estructura neomórfica antagonista del ectostílido (véase más abajo). En la Figura 12.70 se representa la evolución del patrón molar argirolagoideo de acuerdo con Goin *et al.* (2010) y Goin y colaboradores (datos personales) y se incluye la evidencia aportada por este trabajo.

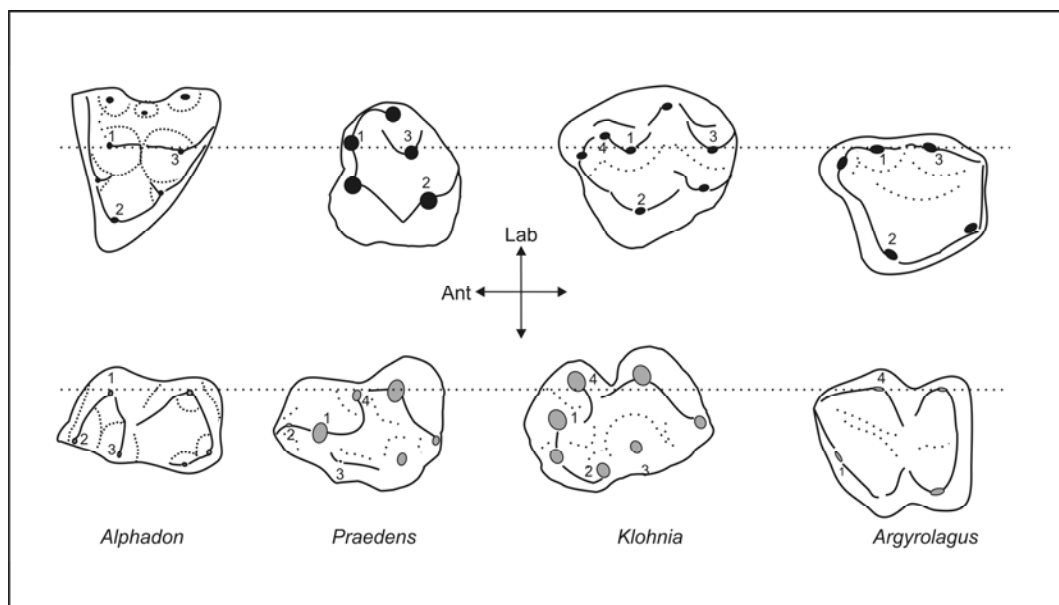


Figura 12.70. Diagrama de los distintos estadios en la evolución del patrón molar argirolagoideo (superior e inferior) en comparación con el molar de un metaterio generalizado (*Alphadon*). 1, paracono y protocónido; 2, protocono y paracónido; 3, Metacono y metacónido; 4, Estilocónulo y ectostílido. Nótese la migración del protocónido desde su posición ancestral labial (*Alphadon*) hasta su posición lingual (*Argyrolagus*).

Facetas	Molares superiores	Molares inferiores	FASE
1	Metacono distal + StA distal	Ectostílido mesial + protocónido mesial	I BUCAL
2	Paracono mesial	Ectostílido distal	I BUCAL
3	Protocono mesial	Paracónido distal + metacónido mesial	I LINGUAL
4	Metacónulo distal	Ectostílido mesial + hipoconúlido mesial	I LINGUAL
5	Protocono bucal mesial	Ectostílido lingual	II
6	Paracono Distal	Hipocónido mesial	I BUCAL
7	Metacono mesial	Hipocónido distal	I BUCAL
8	Metacónulo mesial	Hipocónido distal	I LINGUAL
9	Protocono distal	Entocónido mesial	I LINGUAL
10	Protocono bucal distal	Hipocónido lingual	II

Tabla 12.69. Facetas de desgaste en los *Argyrolagoidea* y su ubicación topográfica en los molares superiores e inferiores.

Algunas características generales del desgaste son comunes a todos los *Argyrolagoidea*. En la Figura 12.72 se denotan con letras minúsculas las áreas de contacto entre las cúspides antagonistas en un género que exhibe el patrón generalizado del grupo. La posición de cada una de estas áreas indica que al comienzo del ciclo masticatorio, el ectostílido y el hipocónido de los molares inferiores se ubican sobre



una pequeña cúspula (estilocónulo) ubicada en el extremo labial de la paracrista (**a**) y sobre el ápice de la StC (**b**), respectivamente. Por su parte el protocónido se dispone sobre la plataforma epiconular (**c**), el metacónido sobre la cara interna del protocono (**d**) y el entocónido sobre la cara interna del metacónulo (**e**). La etapa rítmica está caracterizada por las facetas de desgaste detalladas en la Tabla 12.72. La Fase I bucal se caracteriza por la siguiente configuración de facetas. La faceta 1 está compuesta por dos áreas; la primera ubicada sobre la postmetacrista y la segunda ubicada sobre la cara posterior de la StA del molar próximo posterior. Esta faceta compuesta se ubica en los molares inferiores sobre las caras anteriores del protocónido y el ectostílido. La faceta 2 se ubica sobre la preparacrista en los molares superiores y en los molares inferiores es una faceta compuesta formada por las caras posteriores del protocónido y el ectostílido. Las facetas 6 y 7 son las más extensas de las facetas labiales y se disponen sobre las postparacrista y la premetacrista extendiéndose labialmente sobre las cúspides estilares StB y StD respectivamente (Fig. 12.72). La Fase I lingual exhibe un predominio de las facetas 3 y 9. La faceta 3 se dispone sobre la cara mesial del protocono en los molares superiores y sobre la cara distal del paracónido y mesial del metacónido en los inferiores (Fig. 12.72). La faceta 9 se encuentra sobre la cara distal del protocono y mesial del entocónido. La faceta 8 se desarrolla sobre la cara anterior del metacónulo y posterior del entocónido y es de limitada extensión. La faceta 4 es también pequeña y se localiza sobre la cara posterior del metacónulo y en los molares inferiores se ubica sobre la cara interna del hipocónúlido. La Fase II exhibe tanto la faceta 5 como la 10, aunque la primera alcanza menor extensión areal que la segunda. La faceta 5 se dispone sobre la plataforma epiconular y, en ocasiones, ocupa también la porción más anterior del protocono. La faceta 10 se localiza sobre la cara interna del protocono y la porción más interna del metacónulo. En la Figura 12.72 se representa con una flecha blanca la dirección del movimiento del hipocónido durante la oclusión. Al desplazarse el mismo sobre la cuenca del trígono genera la faceta 10 mediante el contacto con el metacónulo primero y el protocono después.

En *Proargyrolagus* y los géneros postdeseadenses no incluidos en este análisis (*Argyrolagus*, *Anargyrolagus*, *Microtragulus*, *Hondalagus*) se produce una coalescencia de facetas. En términos de fases masticatorias, la Fase I y II son equivalentes en cuanto a extensión areal. La Fase I está dominada por las facetas linguales, las que alcanzan mayor extensión y está representada por las facetas 3 y 9. La incorporación del metacónulo a la cuenca del trígono genera la coalescencia de las facetas 8 y 4 del metacónulo con la 9 sobre la cara posterior del protocono. En los molares inferiores las facetas 3 y 9 se hallan sobre la cara posterior del protocónido y la cara anterior del entocónido respectivamente. Las facetas labiales están todas presentes y alcanzan dimensiones equivalentes entre sí. La Fase II está representada por las facetas 5 y 10 que son coalescentes en los molares superiores; en los inferiores se localizan sobre la cara interna del ectostílido y la cara interna del hipocónido respectivamente. La configuración de facetas de ambos grupos permite inferir una combinación de movimientos anteriores y linguales durante la etapa rítmica que generan un vector oblicuo de movimiento (Fig. 12.72) el cual varía en su componente anterior en las distintas especies.

*Praedens* Goin Abello y Chornogubsky 2010 (Tinguiririquense)

Los molares de *Praedens aberrans* son braquiodontes y muestran una morfología muy compleja. Los molares inferiores tienen la cara labial más alta que lingual, el hipocónido está desplazado anteriormente con respecto al entocónido y el hipoconúlido está bien desarrollado. El trigónido tiene una única cúspide grande que es el protocónido; anteriormente a este se dispone el paracónido vestigial. El metacónido está muy reducido y se dispone posterolingual al protocónido. Anteriormente al hipocónido, en el trigónido, aparece una neocúspide, el ectostílido, que se conecta con el protocónido mediante la postprotocrístida que se curva notoriamente hacia atrás. Los molares superiores no tienen cuenca del trigono, el protocono está desplazado labialmente y no presentan preprotocrista. La postprotocrista es fuerte y forma un cingulo o plataforma que se extiende posteriormente al metacono. La StB no se halla enfrentada al paracono sino que está ligeramente desplazada hacia atrás. La plataforma epiconular ocupa una posición medial entre los márgenes labial y lingual.

La compleja morfología molar de *P. aberrans* hace difícil la interpretación del ciclo masticatorio; sin embargo, la identificación de algunas facetas de desgaste ha permitido elaborar un patrón de contactos oclusales (Fig. 12.71) que se podrá someter a prueba con el hallazgo de nuevos y mejor preservados especímenes, sobre todo de los molares superiores. La primera etapa del ciclo masticatorio está caracterizada por los contactos apicales entre las principales cúspides de los molares superiores e inferiores. En el caso de *P. aberrans*, estos contactos están determinados por los siguientes pares de estructuras: (a) paracono/ectostílido, (b) StB ladera mesial/hipocónido, (c) StA/protocónido, (d) base del protocono/metacónido y (e) ápice del protocono/entocónido (Fig. 12.71). Este patrón difiere notablemente de los contactos apicales en un molar tribosfénico generalizado, fundamentalmente debido a la reorganización topográfica de las principales estructuras como resultado del surgimiento de cúspides neomórficas en los molares inferiores y por la existencia de un proceso de “conversión y captura” de crestas. En *P. aberrans*, las facetas de desgaste que evidencian la etapa rítmica de la masticación, sean estas de corte (Fase 1) o de molienda (Fase 2), pueden ser reconocidas sólo parcialmente. Aquellas generadas por el desplazamiento del hipocónido en el molar superior (facetas 6 y 7) son reconocibles sobre las caras posterior del paracono y anterior del metacono, respectivamente. Las mismas ocupan una posición más labial en relación con el patrón tribosfénico generalizado. Las facetas generadas por las crestas del protocónido son reconocibles y se ubican en los molares inferiores en las caras anterolabial (1) y posterior del protocónido (2), respectivamente. Las mismas se correlacionan en los molares superiores con las superficies de desgaste identificadas en las caras anterior del paracono y posterior del metacono, respectivamente (Fig. 12.71). De las facetas linguales de corte, se reconocen la 9, en las caras anterior del entocónido y posterior del protocono, y la 3 sobre las caras mesial del protocono y mesial del metacónido reducido. Finalmente, la actividad compresiva se evidencia en el desgaste hallado sobre la cara interna de la plataforma epiconular (Fig. 12.71) y en la superficie de desgaste lagunar sobre la cara interna anterior del protocono que se interpreta como la faceta 10. Ambas fueron generadas por el desplazamiento del hipocónido sobre esta región de la superficie oclusal superior. El patrón de facetas oclusales de *Praedens* indica un movimiento masticatorio caracterizado por la combinación de

movimientos ortales y ectentales, sin hallarse evidencia de componentes anteroposteriores. No se pudieron identificar estrías direccionales en este taxón.

		VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							
ESPECIE	SALMA	AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI/TAL	ATAL/TRI	LTAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RGA	PWA	MC (g)
<i>P. aberrans</i>	TIN	0.29	90.91	9.09	21.43	78.57	10	3.67	0.16	1.92	0.96	NA	1.06	1.10	70	3.64

Tabla 12.71. Variables de desgaste y morfométricas para *Praedens aberrans*.

El análisis cuantitativo del macrodesgaste indica un predominio de la actividad de corte por sobre la de molienda. La actividad de corte está dominada por las facetas bucales (Tabla 12.71) y eso se refleja en el elevado valor del índice B/L. El escaso desarrollo de las facetas de molienda se refleja en el valor del índice F1/F2 que es superior a 3. Tanto el índice B/L como el F1/F2 son consistentes con una dieta insectívora. El desgaste apical elevado sugiere el procesamiento de insectos duros y quebradizos.

Las variables morfométricas son acordes también con una dieta insectívora durófaga (ver Tabla 11.6). El valor del relieve entre el trigónido y el talónido es inferior a 2 y el de PWA es igual a 70°. El talónido está expandido en relación al trigónido y el LC/LT es ligeramente superior a 1. La masa corporal estimada para *P. aberrans* resultó en una de las más pequeñas estimaciones para los metaterios paleógenos (3.64 g). Esta estimación es incluso más pequeña que la masa corporal de *Tarsipes rostratus* (6 g; Nagy et al., 1995), un marsupial nectarívoro australiano y uno de los mamíferos más pequeños del mundo. Dado el tamaño extremadamente pequeño de *P. aberrans*, la insectivoría parece ser la única dieta posible para esta especie (Tabla 11.8 y Fig. 11.14). El consumo exclusivo de néctar y polen se descarta debido a que el mismo está asociado con una reducción extrema de la dentición, siendo la lengua el principal órgano encargado de la captura y procesamiento del alimento en los marsupiales nectarívoros (Russel y Renfree, 1988).

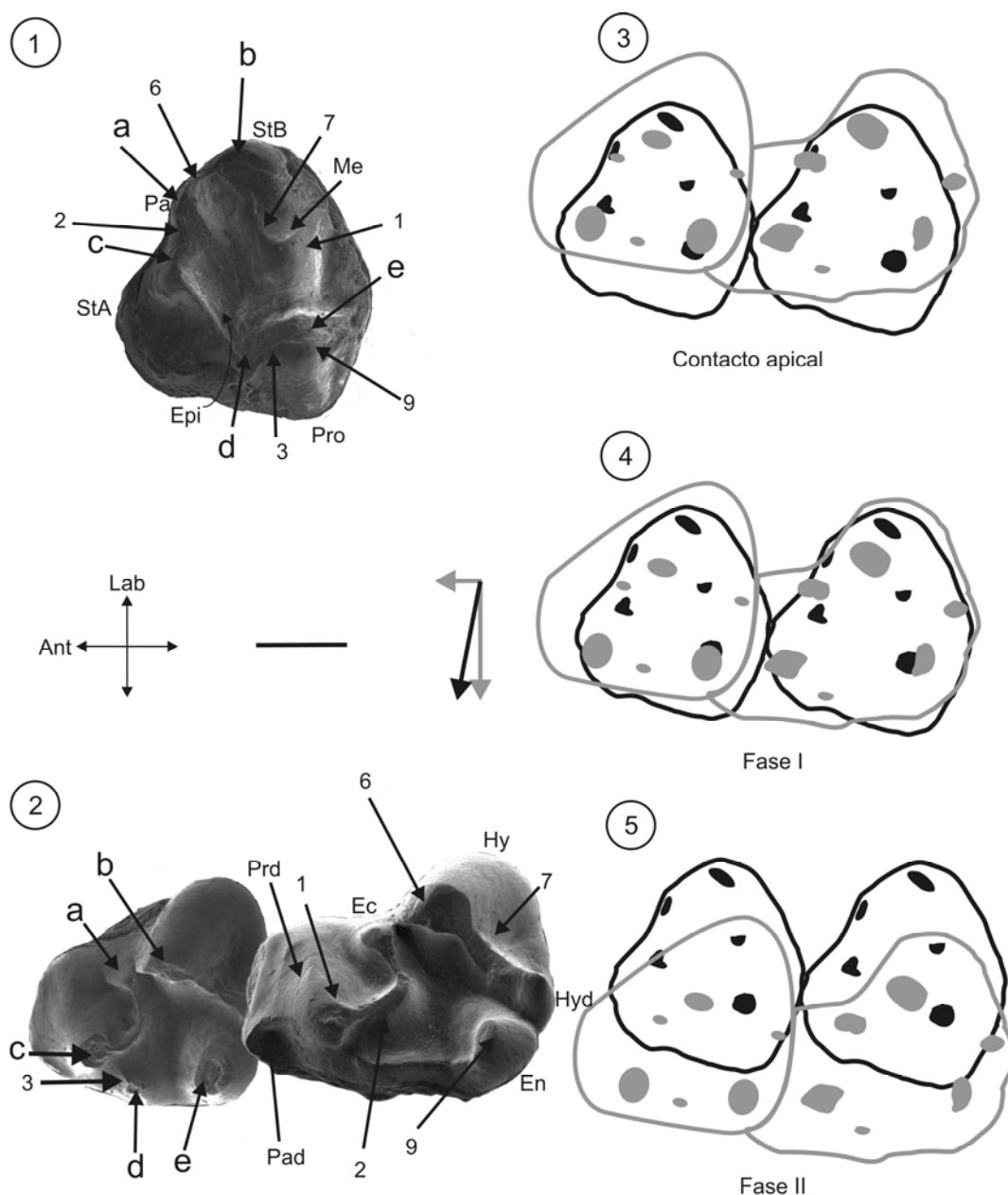


Figura 12.71. *Praedens aberrans*. 1. Molar superior derecho (MPEF-PV 4243) en vista oclusal, consignando cúspides, contactos oclusales y facetas de desgaste; 2. Molares inferiores derechos, presumiblemente m1-2 (MPEF-PV 4381 y MPEF-PV 4209) en vista oclusal; 3-5. Esquemas de oclusión mostrando los estadios masticatorios. Las flechas indican el vector resultante del movimiento oclusal. Líneas negras, molares superiores; líneas grises, molares inferiores. **a, b, c, d y e**, contactos cuspidales; **En.**, entocónido; **Ec.**, ectostílido; **Epi.**, plataforma epiconular; **Es.**, estilocónulo; **Hy**, hipocónido; **Hyd.**, hipoconúlido; **Me.**, metacono; **Med.**, metacónido; **Melo.**, metacónulo; **Pa.**, paracono; **Pad.**, paracónido; **Prd.**, protocónido; **Pro.** Protocono. Véase la Tabla 1 para la nomenclatura de las facetas. Escala: 0,2 mm.

***Klohnia*** Goin Abello y Chornogubsky 2010 (Tinguiririquense)

La dentición antemolar de las especies de *Klohnia* se caracteriza por la presencia de incisivos superiores recumbentes, subtriangulares en sección y con el esmalte restringido a la cara anterolabial. Los incisivos inferiores son procumbentes, con el esmalte restringido a la cara labial. Hay una diastema entre los incisivos y el tercer premolar; este último es muy reducido en tamaño. Los molares de este género son bilobulados unilateralmente y exhiben una diferencia sustancial de altura entre ambos márgenes de la corona. En los molares superiores, el margen bucal es cuatro veces más alto que el lingual; en los inferiores la relación es inversa, siendo el lingual más alto que el labial. Los molares superiores tienen las cúspides estilares StB y StD adosadas al paracono y metacono respectivamente. La StC está presente aunque es más pequeña, mientras que la StA constituye la esquina anterolabial. Entre esta última y el paracono hay un pequeño cónulo que aquí se denomina “estilocónulo” ubicado en el extremo distal de la preparacrista; se trata de la estructura antagonista del “ectostílido” inferior. El protocono es amplio y el metacónulo está expandido formando una plataforma de oclusión ligeramente elevada respecto del protocono. En el extremo anterior de los molares superiores hay una estructura denominada “plataforma epiconular” que se encuentra entre la StA y el protocolo; sobre la misma se produce la oclusión céntrica del “ectostílido”. Las crestas bucales están reducidas respecto de las linguales y la centrocrista es abierta. Sobre esta zona ocurre la principal actividad de corte, ya que la postparacrista y la premetacrista se conectan con las crestas anteriores de la StB y StD conformando un área de corte bucal que se extiende hasta el margen labial de los molares. Los molares inferiores son bilobulados unilateralmente y el trigónido es más corto que el talónido. Las principales cúspides del trigónido están alineadas con respecto al eje dentario, quedando el paracónido lingual, el protocónido medial y el ectostílido (que es grande) bucal. El metacónido está reducido y ubicado posterolingualmente al paracónido. En el talónido, el entocónido es enorme y columnar y se encuentra desplazado anteriormente; aparece relativamente aislado del hipoconúlido que también es grande y de posición lingual.

El análisis de las facetas de desgaste permite inferir un movimiento masticatorio caracterizado por tres componentes: ortal, ectental y propalinal. En la fase inicial del ciclo masticatorio, la mandíbula se desplaza hacia arriba para generar el contacto apical de las cúspides de los molares inferiores con aquellas de los superiores. Durante esta etapa, denominada de “punción y rotura” (*puncture-crushing*), se evidencian las siguientes interacciones apicales. El ectostílido (la cúspide neomórfica inferior) ocluye sobre una estructura localizada en el extremo labial de la preparacrista. Este contacto está evidenciado por un área de desgaste lagunar en el extremo de la mencionada cresta. Esta estructura parece constituir un pequeño cónulo, por lo que aquí se lo denomina estilocónulo, siguiendo la terminología de HersHKovitz (1971). El contacto oclusal entre el ectostílido y el estilocónulo se denomina contacto “a” (Fig. 12.72, contacto “a”). El segundo contacto apical ocurre entre el hipocónido y la cúspide StC, sobre el margen labial (Fig. 12.72, contacto “b”). En el margen lingual, los contactos apicales están dados por el protocónido con la plataforma epiconular (“c”), el protocono y el metacónido (“d”) y entre el entocónido y el metacónulo (“e”; Fig. 12.72). Estos contactos oclusales quedan evidenciados por

superficies de desgaste de forma lacunar, típicas de los contactos apicales. El ciclo masticatorio continúa con un movimiento de la mandíbula en sentido anterior y lateral, en una combinación de movimientos propalinales y ectentales. Esta parte del ciclo corresponde a la Fase 1 de la etapa rítmica y se evidencia en las facetas de corte bucales y linguales localizadas a lo largo de las mayores crestas de los molares (Fig. 12.72). Al desplazarse, el hipocónido origina las facetas bucales 6 y 7 sobre la postparacrista y la premetacrista, respectivamente. El ectostílido y el protocónido dan origen conjuntamente a las facetas 1 y 2, ubicadas sobre las crestas posteriores de la StA y la postmetacrista (faceta 1) y sobre la preparacrista (faceta 2). Las facetas linguales son originadas por los contactos del paracónido con la preprotocrista (faceta 3) y por el entocónido con la postprotocrista (faceta 9). El ciclo culmina con la Fase 2, en la cual ocurre la mayor actividad de molienda y en la que tiene lugar la oclusión céntrica. Esta fase está caracterizada por contactos entre las cúspides labiales de los molares inferiores y las linguales de los molares superiores. El ectostílido contacta durante la oclusión céntrica con la base del protocono en su porción anterior (faceta 5) y luego se aloja en el espacio interdental existente entre el metacónulo del molar anterior y el protocono del molar posterior. El hipocónido contacta con la cuenca del protocono en su sector distal y con la base del metacónulo en el sector mesial, originando la faceta 10. Las facetas 8 y 4 son originadas por los contactos entre la ladera posterior del entocónido y la cresta anterior del metacónulo y entre el hipoconúlido y la cresta posterior del metacónulo, respectivamente (Fig. 12.72). Las estrías direccionales medidas sobre el esmalte de *Klohnia* muestran un ángulo de 43,4° respecto al eje anteroposterior.

		VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							
ESPECIE	SALMA	AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI /TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	MC (g)
<i>K. major</i>	TIN	0.15	57.14	42.86	72.50	27.50	1.33	0.38	0.05	1.52	1.48	1.01	1.12	1.52	60	144.95
<i>K. charrieri</i>	TIN	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0.04	1.64	1.39	NA	1.21	1.63	54	44.34

Tabla 12.72. Variables de desgaste y morfométricas para las especies de *Klohnia*.

Los valores de los índices morfométricos se encuentran en el rango de la granivoría. El valor de relieve entre trigónido y talónido es inferior a 0.2, el PWA es inferior a 70 y los dos índices de compresión del talónido son superiores a 1. El valor de LC/LT es inferior a 1.5 pero superior a 1.

Los índices de desgaste también son consistentes con la granivoría (ver Tabla 11.6). El valor de B/L es notablemente inferior a 3 (Tabla 12.72) y el valor de F1/F2 es notablemente bajo. El desgaste apical es moderado.

Desde el punto de vista morfológico y del desarrollo relativo de la Fase II, *Klohnia* muestra rasgos similares a los de muchos folívoros marsupiales (véase la Tabla 11.1), lo cual sugiere que las hojas y brotes pueden haber constituido un elemento complementario de la dieta de *Klohnia*. Sin embargo, la dieta principal de este género debe haber sido en base a granos y semillas, tal como lo sugieren los valores de todos los índices morfométricos y de B/L. Los tamaños corporales estimados para las dos especies del género son consistentes con esta hipótesis ya que ambos se hallan por debajo de los valores máximos para la categoría de los granívoro/folívoros (Tabla 11.8 y Fig. 11.14)

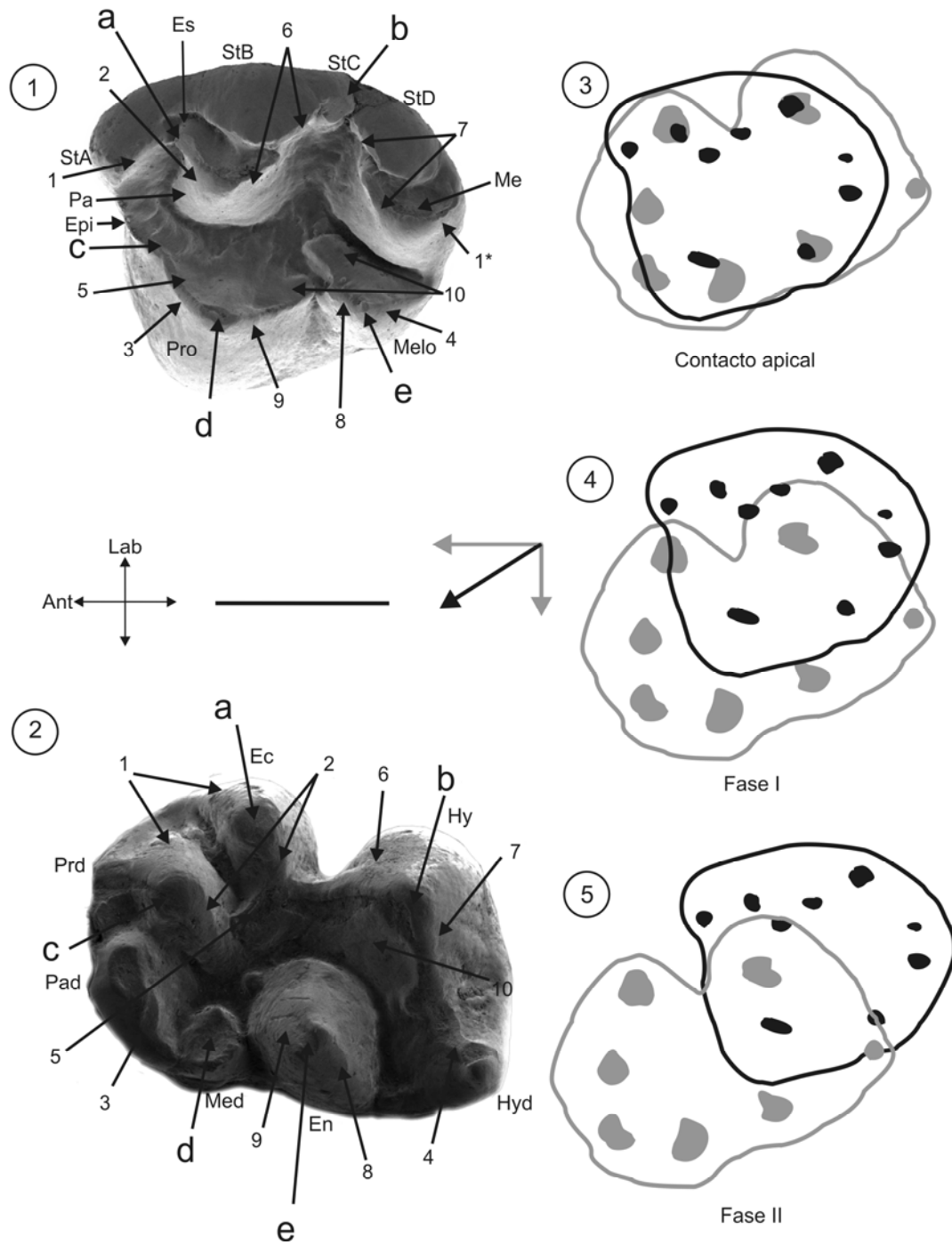


Figura 12.72. *Klohnia major*. 1. Vista oclusal de un M1 derecho (MPEF-PV 4202). 2. Vista oclusal de un m2 derecho (MPEF-PV 4288). 3-5. Esquemas de oclusión mostrando las distintas fases masticatorias. Véase la Figura 12.8 para las referencias. Escala: 1 mm.

***Epiklohnia*** Goin Abello Chornogubsky 2010 (Fauna de La Cantera)

*Epiklohnia verticalis* tiene los molares bilobulados (casi formando lofos en los inferiores) y con crecimiento diferencial en ambos márgenes de la corona (hipsodoncia unilateral). Los molares superiores tienen las cúspides estilares B y D adosadas al para- y al metacono, la St C está reducida y la StA se encuentra restringida a la esquina anteolabial del diente. El estilocónulo ocupa la misma posición que en *Klohnia*, sobre extremo labial de la preparacrista y la plataforma epiconular es amplia. El protocono es amplio y el metacónulo está expandido. Las crestas linguales son más extensas que las labiales. La centrocrista es abierta; sobre esta zona ocurre la principal actividad de corte ya que la postparacrista y la premetacrista se conectan con las crestas anteriores de la StB y StD, conformando así un área de corte bucal que se extiende hasta el margen labial de los molares. Los molares inferiores son profundamente bilobulados. En el trigónido, el ectostílido es grande y está separado de las restantes cúspides. El entoflexo es profundo y separa notablemente al hipocónido de la neocúspide. El entocónido es enorme y columnar y se dispone ligeramente posterior al entocónido.

El análisis cualitativo del macrodesgaste sugiere que los movimientos masticatorios son similares a los observados en *Klohnia*. A pesar de que el molar inferior se encuentra fragmentado y sólo se ha preservado la porción anterior, algunos contactos cuspíales son evidentes. Los contactos “a”, “c”, “d” y “e” son reconocibles y apoyan una hipótesis de oclusión de las cúspides labiales, entre el estilocónulo y el ectostílido, por un lado, y la StC y el hipocónido, por el otro (este último, preservado sólo en su porción más basal y anterior). Un rasgo notable es la existencia de una faceta lacunar de desgaste en el molar superior en la zona de oclusión del hipocónido. En relación al estilocónulo, este se observa en el extremo labial de la preparacrista como una pequeña elevación y se halla separado del paracono por la base (Fig. 12.73). Con respecto a las cúspides linguales, se puede inferir un contacto apical entre el protocono y el entocónido (“d”), por un lado, y entre el metacónulo y el metacónido (“e”), por el otro. En los molares superiores se preservaron todas las facetas de oclusión, pero sólo se pudieron corroborar con el molar inferior las facetas de corte 1, 2 y 9, así como también la faceta de molienda 5. De todas maneras, la disposición y la forma de estas facetas permiten inferir una serie de movimientos masticatorios con fuertes componentes propalinales y ectentales (Fig. 12.73). Los resultados de la medición de estrías en *Epiklohnia* arrojan un ángulo de 52,3° respecto al eje anteroposterior.



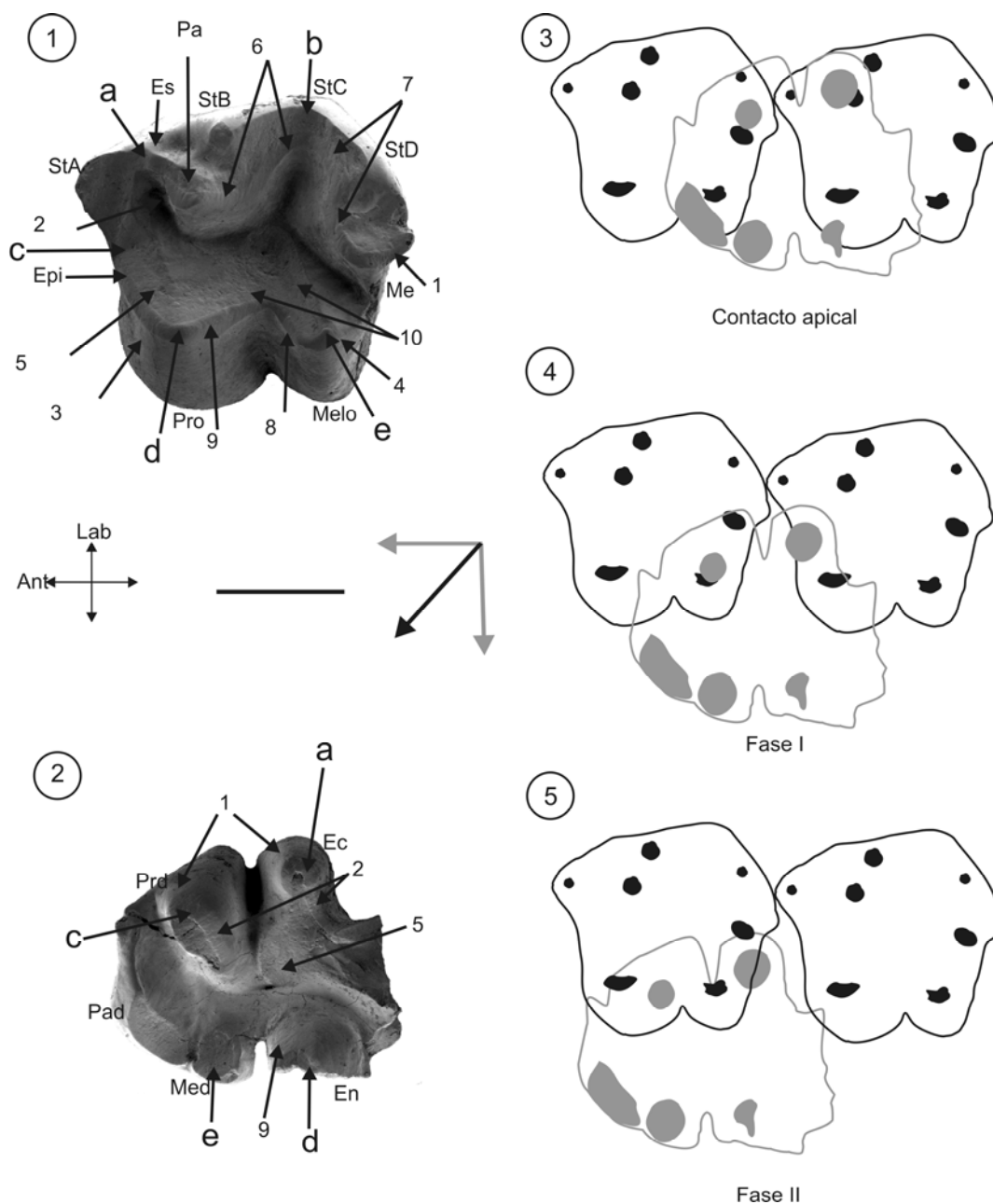


Figura 12.73. *Epiklohnia verticalis*. 1. Vista oclusal de un molar superior izquierdo (MPEF-PV 3839). 2. Vista oclusal de un m1 derecho fragmentario (MPEF-PV 3837). 3-5. Esquemas probable de oclusión mostrando las distintas fases masticatorias. Véase la Figura 12.8 para las referencias. Escala: 1 mm.

El análisis cuantitativo del macrodesgaste no se ha llevado a cabo debido a que el avanzado desgaste de los especímenes no permite cuantificar las facetas de molienda. Sin embargo, las comparaciones con *Klohnia* y las proporciones relativas de las crestas linguales y labiales sugieren un equilibrio en la actividad de corte bucal y lingual (esta última asociada a la incorporación de vegetales en la dieta), como así también un equilibrio entre las actividades de corte y las de molienda. La hipsodoncia unilateral, la morfología general de los molares con amplias cuencas y crestas angulosas, el

equilibrio relativo entre F1 y F2 y la notable faceta lacunar de desgaste en la zona de oclusión del hipocónido permiten suponer una dieta granívora para *Epiklohnia verticalis*, con la capacidad de incorporar materia vegetal adicional como hojas y brotes. La masa corporal estimada para *E. verticalis* es 193.95 g. Este tamaño es ligeramente superior al máximo de los granívoro/folívoros. Sin embargo, queda incluido en el rango de variación de los granívoros estrictos.

***Wamradolops*** Goin y Candela 2004 (?Mustersense)

La dentición antemolar de *Wamradolops tsullodon* se caracteriza por tener los P2-3 robustos, con la parte posterior más ancha que la anterior y una cresta cortante fuerte. El P3 es de mayor tamaño que el P2. Los molares son de corona alta y subovales en vista oclusal. Las cúspides estilares más notables son la StB y la StD, que se adosan al paracono y al metacono respectivamente. La StC está reducida en tamaño y la StA es vestigial y visible solamente en el M2. El protocono está desplazado posteriormente hasta la altura del metacono y el metacónulo, que está expandido, queda restringido a la posición del cóngulo posterobasal. Las crestas están poco desarrolladas, la centrocrista es abierta y, tal como sucede en otros argirolagoideos basales, la postparacrista y la premetacrista se dirigen hacia el margen labial y confluyen en la StC. Los molares superiores se caracterizan por poseer un fuerte cóngulo anterobasal. Los molares inferiores son unilateralmente hipsodontes y tienen el trigónido comprimido anteroposteriormente y superficialmente. El protocónido es la cúspide más alta del trigónido y le siguen el metacónido y el paracónido; este último es diminuto y anterolingual. El entocónido es cónico y más alto que el hipocónido, mientras que el hipoconúlido es de posición medial. Se aprecia un notable cóngulo posterobasal. Las principales crestas de corte de los molares inferiores son las del hipocónido.

El análisis cualitativo del macrodesgaste sugiere que los movimientos masticatorios tuvieron un componente ectental muy fuerte (Fig. 12.74). Los contactos “a”, “b”, “c”, “d” y “e” son reconocibles aunque, dado que *Wamradolops* carece de neocúspides (“ectostírido” y “estilocónulo”), las cúspides involucradas son aquellas del patrón tribosfénico generalizado. Así, el contacto “a” ocurre entre el protocónido y la esquina anterolabial de los dientes superiores. En el m2 se reconoce debajo de la StA una estructura en forma de plataforma que podría corresponder a una plataforma epiconular incipiente. El contacto “b” ocurre entre el hipocónido y la StC. El contacto “d” ocurre entre el entocónido y el protocono y el contacto “e” entre el metacónido y el metacónulo. Con respecto a las facetas de corte, estas ocurren del lado labial en la región de la centrocrista (facetas 6 y 7). Al igual que en *Klohnia* y *Epiklohnia*, estas facetas se extienden hasta el margen labial de los molares superiores. Las facetas 1 y 2 son diminutas. Las facetas linguales que se pudieron identificar son las que ocurren sobre el protocono y el metacónulo anterior. Las facetas 3 y 9 son las más extensas y, finalmente, la faceta 8 en el entocónido distal y metacónulo mesial es diminuta. Las facetas de molienda son similares a las observadas en *Klohnia* y *Epiklohnia*. En los molares inferiores ocurren sobre la cara interna del protocónido (faceta 5) y sobre la cara interna del hipocónido (faceta 10). En los estadios avanzados de desgaste estas facetas forman triángulos de dentina sobre las cuencas del trigónido y el talónido que tienen su base hacia el

margen labial. En los molares superiores las facetas de molienda se reconocen sobre el metacónulo y el cingulo anterobasal (faceta 5) y sobre la cara interna del protocono (faceta 10).

		VARIABLES DE DESGASTE							INDICES MORFOMÉTRICOS							
ESPECIE	SALMA	AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI /TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	MC (g)
<i>W. tsullodon</i>	MUS	0.19	75	25	33.33	66.67	3.00	2.00	0.10	1.14	1.08	1.01	0.82	1.16	70	12.00

Tabla 12.74. Variables de desgaste y morfométricas para *Wamradolops tsullodon*.

Los índices morfométricos y de desgaste, en conjunto con los rasgos morfológicos y funcionales antes descritos, sugieren hábitos granívoros para *W. tsullodon*. Los índices de relieve, el PWA, LTAL/TRI y ATAL/TRI están dentro de los valores esperados para granívoros. Del mismo modo, los índices B/L y F1/F2 son también consistentes con esta asignación dietaria. La posesión de un tercer premolar robusto, con una gran laguna de desgaste apical, indica que el mismo fue usado para romper materiales duros y quebradizos; los valores de desgaste relativamente altos sustentan también esta hipótesis. Aunque los rasgos antes mencionados resultan aptos para procesar también insectos de dureza elevada, es probable que los mismos hayan sido un elemento complementario en la dieta de *W. tsullodon*, dada la gran componente ectental de los movimientos masticatorios inferidos. El tamaño corporal estimado para *W. tsullodon* a partir de la fórmula para plagiaulacoideos es de 12 g, un tamaño muy pequeño pero incluido dentro del rango de variación de la granivoría (Fig. 11.14 y Tabla 11.8).

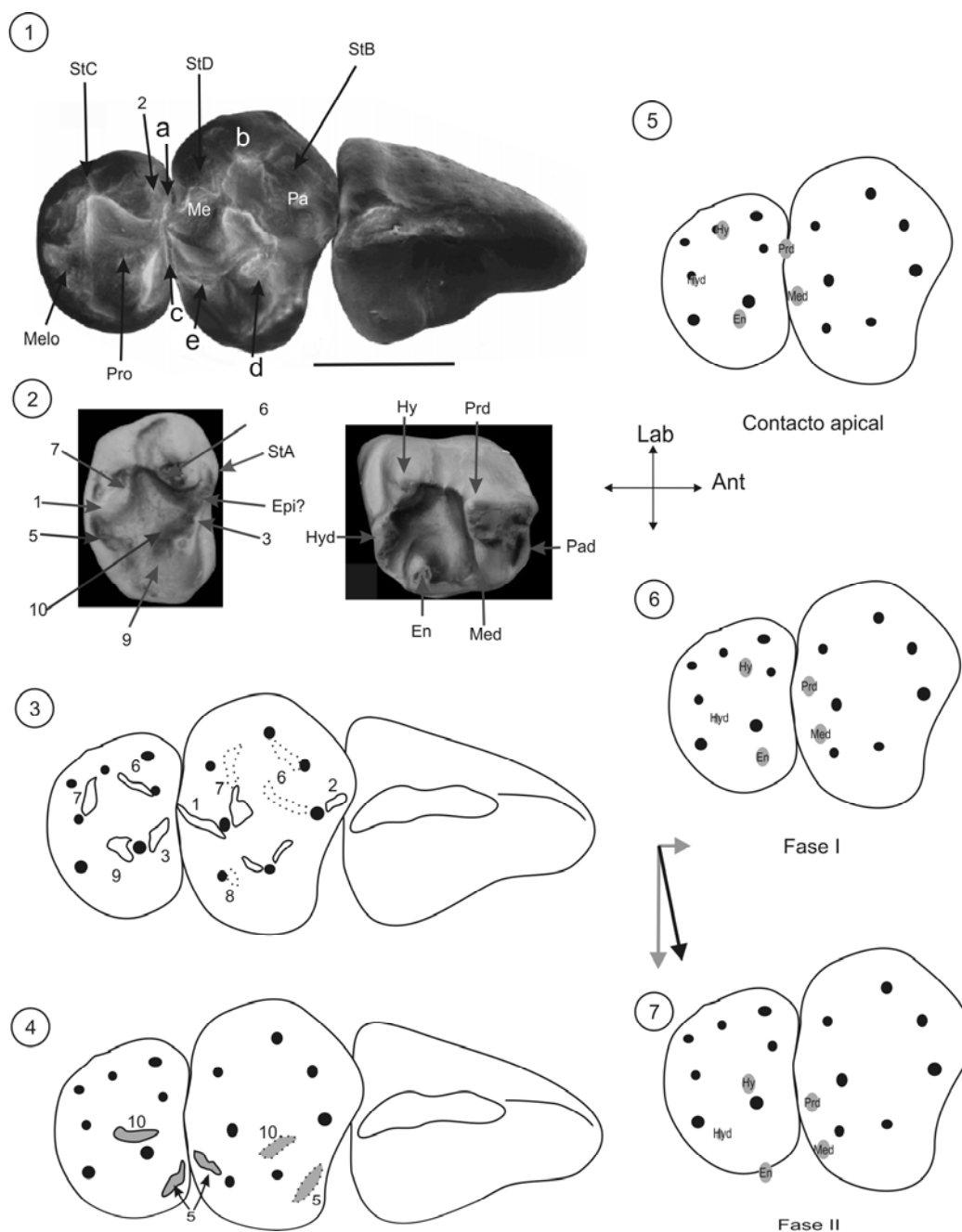


Figura 12.74. *Wamradolops tsullodon*. 1. Vista oclusal de los P3-M2 (LACM 140590) mostrando los contactos apicales y algunas facetas de desgaste. 2. Vista oclusal de un M2 derecho (LACM 140585) con las facetas de desgaste y de un m2 derecho (LACM 140658). 3-4. Esquemas de la dentición superior mostrando las facetas generadas durante la Fase I (3) y Fase II (4). 5-7. Esquemas de oclusión mostrando las distintas fases masticatorias. En óvalos grises se graficaron las cúspides de los molares inferiores. Véase la Figura 12.8 para las referencias. Escala: 1 mm.

GROEBERIDAE***Groeberia*** Patterson 1952 (Vaquense)

Los representantes de este género figuran entre los metaterios más peculiares de todo el Cenozoico sudamericano. *Groeberia minoprioi*, bien conocida a partir de restos mandibulares y craneanos, posee rasgos muy característicos en su anatomía cráneo dentaria. La dentición está compuesta por dos incisivos superiores por cuadrante, de los cuales los primeros son muy largos, subtriangulares en sección y recumbentes. El segundo par de incisivos es más pequeño se dispone inmediatamente posterior al primero (Fig. 12.75). La serie postincisiva está compuesta por una serie de caninos y premolares, todos premolariformes, de corona relativamente alta. El P1 es corto y ancho y con la superficie oclusal plana; el P2 está comprimido lateralmente y es de mayor altura que el resto; el P3 es molariforme, bilobulado y con el lóbulo labial más largo que el lingual. No existe diastema en la dentición superior. Los cuatro molares son braquiodontes y, con el desgaste, tienen un aspecto cuadrangular; sin embargo, los mismos muestran indicios de una morfología bilobulada. El lóbulo anterior es más pequeño que el posterior. El esmalte es muy grueso en el contorno de la corona y se han identificado estrías direccionales en el mismo sobre la preprotocrista (véase más abajo). El M2 es el más ancho de la serie y anteriormente y posteriormente a este diente los anchos disminuyen. El M4 está reducido tanto en largo como en ancho. En la dentición inferior hay un sólo par de incisivos que son hipertrofiados, hipselodontes y con el esmalte restringido a las caras bucal y lateral. Por detrás del incisivo hay un pequeño canino, seguido por los premolares y, finalmente, la serie molar. Los molares son braquiodontes, bilobulados y con una gruesa capa de esmalte circundando la corona. El m1 tiene el trigónido comprimido respecto del talónido. Este diente tiene en su lóbulo anterior a las tres cúspides del trigónido, con el protocónido y el paracónido en posición labial y el metacónido lingual. En el talónido se observan las bases del hipocónido y del entocónido. Muy próximo a este se observa una expansión de la corona que puede corresponder al hipoconúlido. Entre el trigónido y el talónido hay una estructura que resulta de la aproximación del entofléxido y del ectofléxido y resulta en una pared formada por dos capas de esmalte y una capa delgada de dentina en el medio (Fig. 12.75). Esta estructura, que se observa con mayor desgaste en el m2, podría constituir un lófido longitudinal, tal como sucede en los canguros, que une los dos lófidios transversales mayores. A diferencia de los canguros, que lo desarrollan en una posición medial, en *Groeberia* ocurre labialmente a la altura del protocónido y el hipocónido.

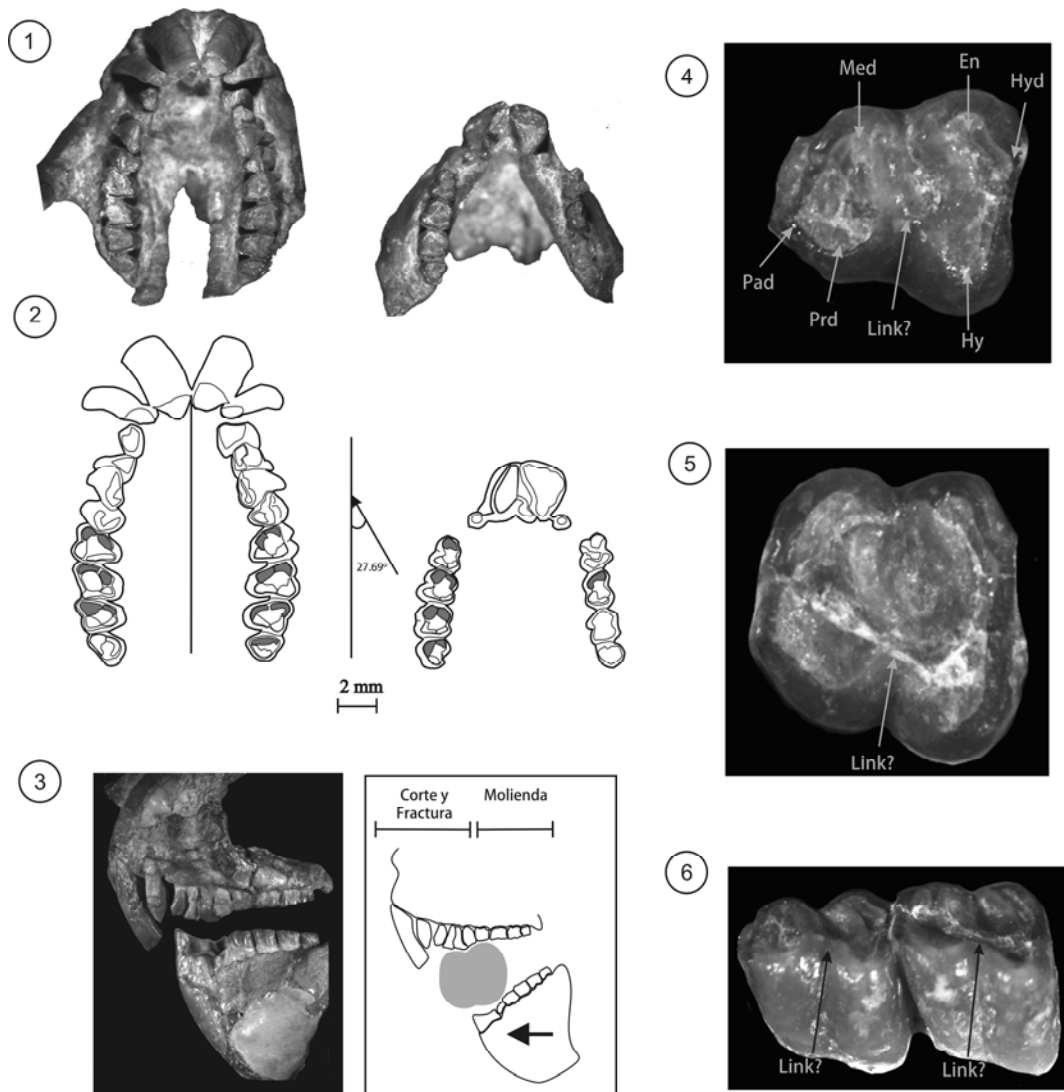


Figura 12.75. *Groeberia minoprioi*. 1. Vista oclusal de las arcadas superior (izquierda) e inferior (derecha). 2. Dibujos esquemáticos mostrando la disposición de las facetas de desgaste en la dentición superior e inferior. El ángulo representa la dirección de movimiento de la mandíbula con respecto al eje sagital. 3. Vista lateral de la serie superior e inferior (izquierda) y dibujo esquemático del ciclo de rotura y corte del alimento. 4. Vista oclusal de un m1. 5. Vista oclusal de un m2. 6. Vista labial de los m1-2 mostrando la posición del lófido longitudinal (link).

La longitud de la serie dentaria superior, tomada desde la cara anterior de los I1 hasta el margen posterior del M4 es igual 17.77 mm, mientras que en los inferiores la misma distancia es igual a 12.26 mm. La diferencia entre ambas magnitudes (5.51 mm) es la distancia que la mandíbula puede desplazarse en sentido anterior. La dirección del movimiento masticatorio fue medida a partir de las estrías de desgaste en el esmalte de la preprotocrista. Sobre un total de 23 estrías medidas en los M1-4 derechos se obtuvo un ángulo promedio de 27.69°. Este valor es muy similar al valor del ángulo perpendicular a la orientación de la preprotocrista en los M1-4 (27.64°). Las facetas de desgaste observadas en los incisivos superiores están orientadas posterolingualmente y no son superficies planares sino que forman una suave cuenca. Los caninos superiores tienen su superficie oclusal gastada

en sentido lingual, al igual que el P1. El P2 está comprimido lateralmente y su cresta irregular está gastada también en sentido lingual. El P3, molariforme, tiene una faceta de desgaste relativamente plana orientada en sentido lingual. En la dentición inferior este desgaste se corresponde con la faceta del incisivo, la que está orientada en sentido posterolingual. Los molares superiores exhiben desgaste intenso en forma de medialuna en cada uno de los lóbulos. Estas facetas se corresponden en los molares inferiores con facetas de morfología similar dispuestas en sentido opuesto (Fig. 12.75), tal como ocurre en los roedores de masticación propalinal.

La dentición de *Groeberia* permite suponer una actividad masticatoria caracterizada por la separación de las funciones de corte y ruptura de la partícula de alimento, por un lado, y la de molienda por el otro. La morfología y disposición de las facetas de desgaste en la dentición antemolar superior permite suponer que la misma actuaba como antagonista del incisivo inferior hipertrofiado (Fig. 12.75). La apariencia general de las facetas en esta región es con la concavidad hacia dentro de la cavidad oral, sugiriendo que todos los elementos antemolares superiores funcionaban sujetando la partícula de alimento, la que simultáneamente era presionada por el incisivo inferior hipertrofiado. En tal sentido, la actividad de corte se debe haber concentrado sobre el incisivo inferior y los premolares antagonistas, particularmente el P2, que es el único diente superior relativamente sectorial que exhibe su cresta paralela a la dirección del movimiento. La dentición molar está claramente adaptada para la molienda de materiales fibrosos y resistentes. Los ángulos medidos en las estrías de la preprotocrista son inferiores a 30° y, por lo tanto, se encuentran en el rango de los masticadores propalinales. Las superficies de desgaste son planares y opuestas en las serie superior e inferior. Adicionalmente, el acortamiento longitudinal de la serie dentaria inferior con respecto a la superior es indicativa de una gran capacidad de desplazamiento anterior de la mandíbula. La morfología bilobulada de los molares superiores e inferiores y la observación de estructuras similares a lófidios longitudinales en los molares inferiores sugiere un máximo aprovechamiento de los movimientos anteriores y laterales durante la fase de molienda.

La dentición de *Groeberia* parece ser apta para procesar una variedad de alimentos que van desde los duros y quebradizos hasta los fibrosos y resistentes. En tal sentido aquí se considera que las especies de este género explotaron un recurso trófico compuesto por semillas o frutos con pericarpio leñoso o bien por hojas de arbustos o árboles. Las masas corporales estimadas para *G. minoprioi* y *G. patersoni* son 127.92 y 44.34 respectivamente. Ambos tamaños están en el rango de la granivoría/folivoría.

#### ARGYROLAGIDAE

##### ***Proargyrolagus* Wolff 1984 (Deseadense)**

La dentición antemolar de *Proargyrolagus bolivianus* incluye un par de incisivos inferiores procumbentes de crecimiento continuo y esmalte sólo en la cara labial. Los incisivos superiores están lateralmente comprimidos y muy juntos unos de otros, formando sus bordes labiales una cresta continua

muy aguda. Los premolares son pequeños y prismáticos y, en la serie superior, están ligeramente separados unos de otros. Los molares son bilobulados y los flexos están presentes tanto del lado lingual como del labial; si bien son de corona alta, pero sin embargo no son de crecimiento continuo. Los molares superiores tienen el margen labial más alto que el lingual y los inferiores el lingual más alto que el labial. En los molares superiores el lóbulo anterior está formado por el paracono, la StA y el protocono, mientras que el lóbulo inferior está formado por el metacono y el metacónulo. En el M2-3 se pueden individualizar con mayor claridad cada una de las cúspides (Fig. 12.76). Los molares inferiores tienen los lóbulos anterior y posterior de tamaño similar. El lóbulo anterior está formado por el ectostílido (labial) y por el protocónido (lingual) mientras que el lóbulo posterior está formado por el hipocónido (labial) y el entocónido (lingual).

El desgaste genera en la dentición molar una serie de facetas que arrasan toda la superficie interna de las cúspides debido al grosor diferencial entre el esmalte de la cara oclusal (más fino) y el de las caras labial y lingual (más grueso). La exposición de dentina sobre la cara oclusal de los molares tiene carácter funcional, ya que aumenta la capacidad cortante de las crestas. Los movimientos masticatorios de *Proargyrolagus* son difíciles de determinar ya que los especímenes estudiados aquí son calcos que no han preservado detalles de las estrías direccionales. Sin embargo, la morfología y disposición de las lagunas oclusales de dentina permiten interpretar un fuerte componente anteroposterior. Los movimientos propalinales deben haber sido necesarios, además, para que los grandes incisivos inferiores hipertrofiados e hipselodontes ocluyan con los superiores, dejando sobre los mismos las típicas lagunas de desgaste linguales mencionadas por otros autores (Sánchez-Villagra y Kay, 1997).

Para analizar el patrón de movimientos probables de los molares superiores con respecto a los inferiores, se considera que en *Proargyrolagus* los contactos oclusales son iguales a los de los argyrolagoideos generalizados (*Klohnia* y *Epiklohnia*). En tal sentido, partiendo de una hipótesis de oclusión entre el ectostílido y la plataforma epiconular (a) por un lado, y entre el hipocónido y las crestas que circundan al canal labial superior (área de la centrocrista en un metaterio generalizado) (b) por el otro, un desplazamiento con un fuerte componente propalinal de la mandíbula debería dejar facetas superiores que fueran la imagen especular de las inferiores. En la Figura 12.76 se dibujaron las crestas opuestas en los molares superiores e inferiores que intervienen en la oclusión. Se aprecia allí que las crestas en los molares superiores se curvan en la dirección opuesta a la de sus antagonistas inferiores. Esta disposición asegura que las crestas se mantengan en contacto durante todo el desplazamiento del diente inferior hasta su posición final en la oclusión céntrica, un patrón característico de muchos mamíferos herbívoros. Como ya se ha mencionado en capítulos anteriores, la incorporación de movimientos propalinales y ectentales es un proceso relacionado con el aumento en la actividad de molienda en respuesta al procesamiento de materia vegetal. La dentición de *Proargyrolagus* muestra rasgos adicionales que sugieren el procesamiento de materia vegetal, a saber: el desarrollo de incisivos procumbentes e hipselodontes; la posesión de molares que, sin llegar a ser hipselodontes, son de corona



alta; la diferencia de altura entre las caras labiales y linguales de los molares; finalmente, el grosor diferencial del esmalte sobre la cara oclusal y las caras laterales de los dientes de los molares.

Los resultados de las variables morfométricas son consistentes tanto con la granivoría como con la folivoría. Los valores de relieve entre trigónido y talónido son inferiores a 0.2, los índices de compresión del talónido son iguales o superiores a 1 y la longitud relativa de las crestas es superior a 1.5. El tamaño corporal estimado concuerda con la estimación de una dieta mixta, granívoro-folívora (Tabla 11.6 y Fig. 11.14). Sobre la base de estos elementos se establece para *P. bolivianus* una dieta basada en semillas y hojas de dicotiledóneas.

		VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							
ESPECIE	SALMA	AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI /TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	MC (g)
<i>P. bolivianus</i>	DES	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	0.07	1.05	0.98	NA	2.16	1.43	NA	28.48

Tabla 12.76. Variables de desgaste y morfométricas para *Proargyrolagus bolivianus*.

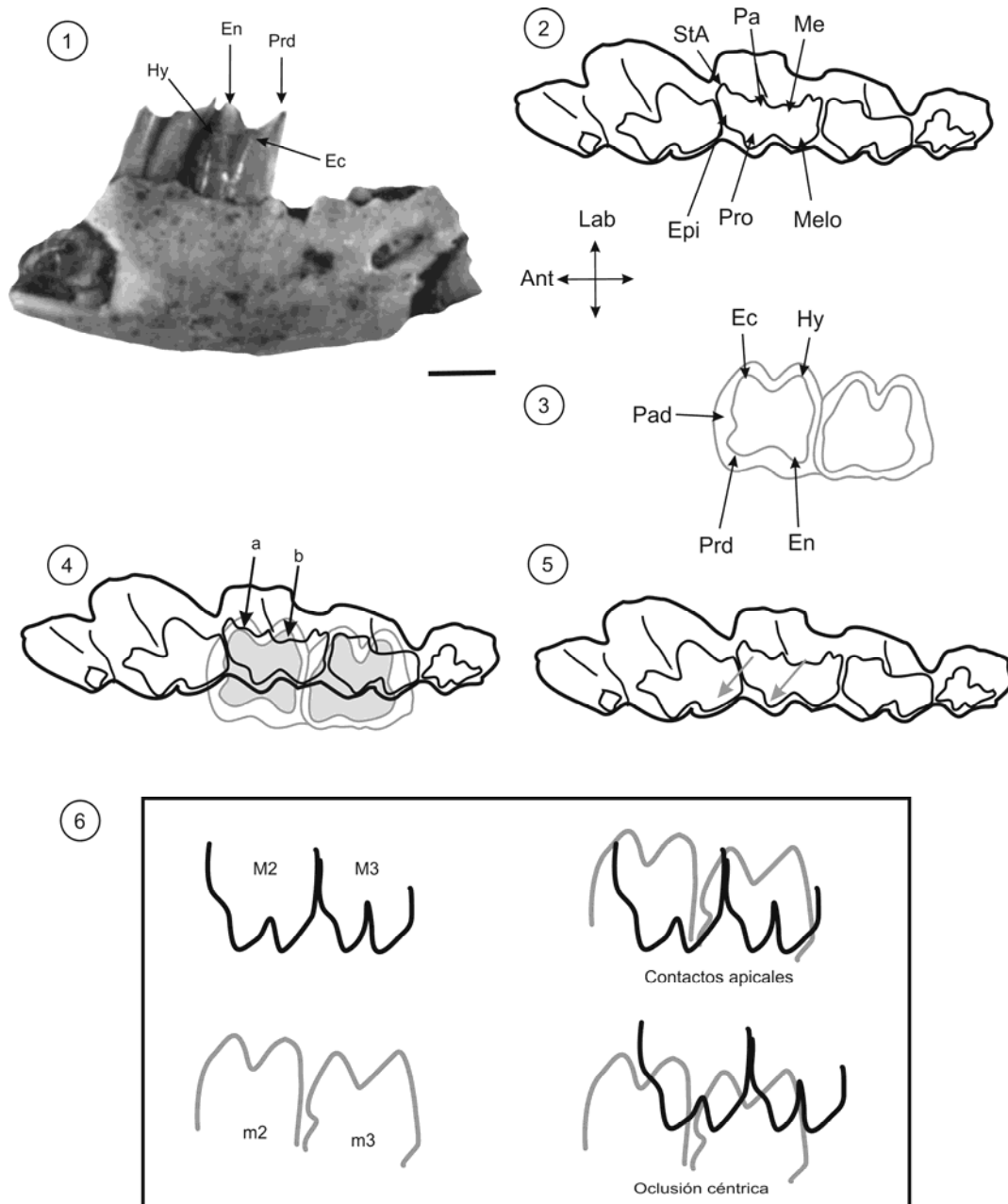


Figura 12.76. *Proargyrolagus bolivianus*. 1. Vista labial del holotipo (GEOBOL/UF 27895), un fragmento mandibular con los m2-3 (tomado de Wolf, 1984). 2. Dibujo esquemático de la dentición superior de un ejemplar (MNH-Bol-V-003454) mostrando las cúspides del patrón argirolagoideo superior. 3. Dibujo esquemático de los m2-3 en vista oclusal mostrando las cúspides del patrón argirolagoideo inferior. 4. Dibujo esquemático de los molares superiores e inferiores mostrando los contactos apicales característicos a y b. 5. Dibujo esquemático de los molares superiores mostrando la dirección (flechas grises) probable de desplazamiento del ectostilido y el hypocónido. 6. Dibujos esquemáticos de las crestas cortantes oponibles de los molares superiores (trazo negro) e inferiores (trazo gris). A la derecha se representan las mismas crestas durante los estadios de contacto cuspidal y oclusión céntrica.

## POLYDOLOPIFORMES

Este grupo altamente especializado de marsupiales Polydolopimorphia muestra un patrón de desgaste muy característico que, si bien presenta variabilidad entre las distintas especies, la misma se ubica en el marco de un patrón general para todos los miembros del suborden. En este grupo, las especializaciones morfológicas más importantes que condicionan el sistema de oclusión son la presencia de un premolar plagiaulacoideo, incisivos hipertrofiados y molares cuadrangulares con múltiples cúspides accesorias. Los Polydolopiformes, al igual que algunos Bonapartheriiformes (e.g. *Epidolops*) muestran una clara separación de las actividades masticatorias:

**Incisión:** la gran mayoría de las mandíbulas preservadas correspondientes a especies de este suborden exhibe un incisivo inferior hipertrofiado; en los casos en los que este no se ha preservado, la morfología alveolar y del dentario indican su presencia. No se puede establecer la capacidad de desplazamiento anterior de la mandíbula ya que no existen restos craneanos asociados a mandíbulas con la fosa glenoidea preservada.

**Rotura-corte:** El complejo sectorial que comúnmente involucra a los P2-3 en la serie superior y al p3 más el trigónido del m1 en la serie inferior, funciona concentrando la actividad de corte y fraccionamiento inicial del alimento. La morfología de este complejo refleja por lo tanto la resistencia inicial de los alimentos a ser fracturados. En la mayoría de las especies los premolares están transformados en herramientas cortantes, con los bordes anterior y posterior aserrados y la cresta orientada en el mismo sentido que los molares, los que son de implantación oblicua con respecto al eje dentario. La morfología de los premolares varía entre los distintos taxones, sobre todo en lo que respecta a la robustez de los mismos, lo que se refleja en los valores variables de PS.

**Molienda:** la dentición molar de los polydolopiformes está adaptada para la molienda y por lo tanto su morfología es una respuesta a las resistencias de propagación de las fracturas e índices de fragmentación. Como consecuencia, el análisis del macrodesgaste exhibe a nivel de suborden un dominio de la Fase II por sobre la Fase I en los molares posteriores que no forman parte del complejo sectorial. La disposición de las facetas de desgaste permite inferir un gran énfasis en los movimientos anteriores y linguales durante la Etapa Rítmica. Aunque las facetas de corte correspondientes a la Fase I son muy numerosas, estas no alcanzan una gran extensión areal con respecto a aquellas de la Fase II. Dentro de la Fase I, las facetas linguales son, en general, mucho más extensas que las labiales y nuevamente se observa la asociación entre la expansión de la Fase I lingual y la Fase II. El resultado final de este complejo patrón es un predominio de las facetas de molienda que superan el 60-70 % del desgaste en la dentición molar de la mayoría de las especies.

Con respecto al patrón de facetas de desgaste, existen algunas diferencias importantes con respecto al patrón tribosfénico generalizado. La mayoría de las facetas que en el molar inferior se disponen en las mismas cúspides y ubicaciones topográficas que en el esquema de Butler (1952), en los molares superiores no lo hacen. A modo de ejemplo, en los molares superiores la faceta 6 sobre la cara mesial del hipocónido se dispone sobre la StC distal, ya que el paracono está reducido, ausente o desplazado de su ubicación ancestral. Con el objetivo de mantener la nomenclatura y para facilitar las

comparaciones aquí se ha seguido, al igual que en el caso de los *Argyrolagoidea*, un criterio netamente topográfico para asignar los números de las facetas (ver Tabla 12.77).

Un rasgo adicional del esquema de desgaste polydolopiforme es la aparición de nuevas facetas como consecuencia de la adición de cúspides accesorias en ambos márgenes molares.

Facetas	Molares superiores	Molares inferiores	FASE
1	StE + metacono distal	Protocónido mesial	I BUCAL
2	StB mesial	Protocónido distal	I BUCAL
3	Paracónulo mesial	Metacónido distal	I LINGUAL
4	Metacónulo distal	Metacónido mesial	I LINGUAL
5	Pracónulo mesial + metacónulo distal interno	Protocónido interno	II
6	StC distal	Hipocónido mesial	I BUCAL
7	StD mesial	Hipocónido distal	I BUCAL
8	Metacónulo mesial	Entocónido distal	I LINGUAL
9	Protocono posterior	Entocónido mesial	I LINGUAL
10	Paracónulo distal + protocono mesial internos	Hipocónido interno	II

Tabla 12.77. Facetas de desgaste reconocidas en el patrón molar polidolopiforme.

## TAXONES BASALES

### ***Roberthoffstetteria*** Marshall Muizón y Sigé 1983 (Tiupampense)

La dentición antemolar conocida para *Roberthoffstetteria nationalgeographica* se caracteriza por tener los P1-3 de corona simple, con una cúspide principal y otra posterobasal muy pequeña. Son de sección ovalada, con el cóngulo posterior muy desarrollado y el anterior levemente. Los premolares superiores aumentan en tamaño desde el P1 al P3. El p3 es ligeramente más alto que el m1 y es de corona simple. Los molares son bunodontes y braquiodontes, los superiores de sección cuadrangular y los inferiores rectangular; las cúspides son muy globosas en ambas series. En la serie superior las cúspides del trígono son grandes y globosas, con el metacono más voluminoso que el resto. Las cúspides estilares están todas presentes, siendo la StB y la StD las de mayor tamaño y tan grandes como las cúspides del trígono. Estas cúspides se hallan enfrentadas al paracono y al metacono respectivamente. El paracónulo y el metacónulo están expandidos, el protocono es de posición medial entre ambos y el paracónulo es de menor tamaño que el metacónulo (excepto en el M3 que son iguales). Los cóngulos anterobasal y posterobasal están bien desarrollados, las crestas están reducidas y la centrocrista es abierta, ya que la postparacrista y la premetacrista confluyen en las laderas de la StC pero no contactan entre sí. Los

molares inferiores tienen relieves bajos entre el trigónido y el talónido y los ángulos de inclinación de la pared distal del trigónido son también bajos. Los talónidos son equivalentes en dimensiones a los trigónidos. El protocónido es la cúspide más grande del trigónido, le sigue el metacónido y luego el paracónido que es más pequeño y de posición anterolingual. El hipocónido es la cúspide más voluminosa del talónido, si bien es de igual altura que el entocónido. Esta última cúspide es globosa y el hipoconúlido se encuentra en una posición medial en el talónido. El cingúlido anterobasal está levemente desarrollado y el posterior no existe.

Las relaciones oclusales en *Roberthoffstetteria* están caracterizadas por una serie de contactos cuspidales que dan origen a un patrón de facetas de desgaste que, a diferencia de los restantes polidolopiformes, no desarrolla facetas adicionales. Como se observa en la Figura 12.78, durante los estadios iniciales de la masticación el ápice del hipocónido contacta con el ápice del metacono; por su parte, el ápice del protocónido lo hace con el ápice del paracono. Estos contactos quedan evidenciados por el fuerte desgaste apical que caracteriza a las cúspides involucradas, el cual es notablemente mayor que en las restantes cúspides del diente. El desgaste lacunar en los ápices de las cúspides está asociado a la aplicación de grandes fuerzas de compresión durante los estadios iniciales de la masticación; a su vez, tales fuerzas ocurren en respuesta a elevadas resistencias iniciales de las partículas de alimento. Durante la Fase I bucal, el hipocónido se desplaza anteriormente, generando las facetas de corte 6 y 7 sobre las laderas del paracono y del metacono respectivamente. El protocónido, a su vez, genera las facetas 1 y 2 sobre las laderas distal del metacono y mesial del paracono respectivamente. Los movimientos durante la Fase II son netamente ectentales, el hipocónido se desplaza lingualmente hasta ubicarse en la posición final sobre la cara interna del protocono y del metacónulo mesial. El protocónido por su parte se desplaza lingualmente sobre los cíngulos anterior y posterior de molares contiguos. Durante esta etapa se generan las facetas de molienda 5 y 10. La faceta 5 ocurre sobre la cara interna distal del metacónulo y mesial del paracónulo de dientes contiguos. La faceta 10 ocurre sobre la cara interna del protocono. Tanto la faceta 5 como la 10 sobre los molares superiores se disponen de manera invertida con respecto a sus correlativas inferiores. La faceta 5 se halla dividida en los molares superiores mientras que en los inferiores constituye una faceta continua sobre la cara interna del protocónido. El patrón de desgaste de *Roberthoffstetteria* involucra una combinación de movimientos anteriores y linguales asociados a una gran fuerza de compresión durante los estadios de contactos apicales.

		VARIABLES DE DESGASTE							INDICES MORFOMÉTRICOS							
ESPECIE	SALMA	AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI/TAL	ATAL/TRI	LTAL/TRI	LPM/LPP	LC/LT	RGA	PWA	MC (g)
<i>R. nationalgeographica</i>	TIU	0.95	80.6	24.4	52.8	47.2	0.89	0.86	0.10	1.32	1.30	0.61	0.78	1.56	55	211.8

Tabla 12.78. Variables de desgaste y morfométricas para *Roberthoffstetteria nationalgeographica*.

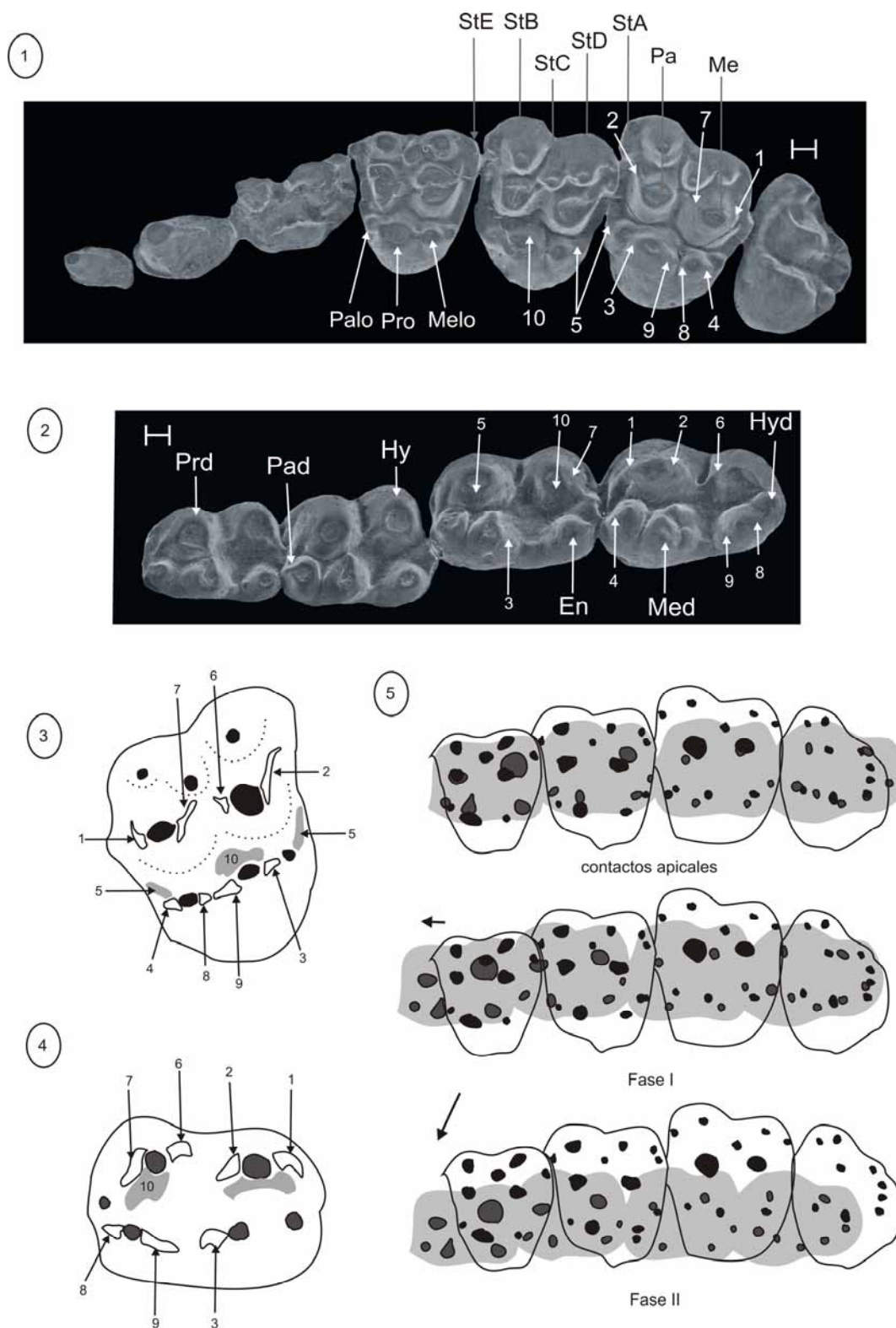


Figura 12.78. *Roberthoffstetteria nationalgeographica*. 1. Vista oclusal de los P1-M4 (MHNC 8351) con la nomenclatura cuspidal. 2. Vista oclusal de los m1-4 (MHNC 8352). 3. Dibujo esquemático con las facetas de desgaste sobre el M3. 4. Dibujo esquemático con las facetas de desgaste sobre el m3. 5. Probables relaciones oclusales durante los distintos estadios de la masticación. Escala: 1 mm.

El análisis cuantitativo del desgaste muestra un ligero predominio de la Fase II de molienda (Tabla 12.78) y, como consecuencia, un valor de F1/F2 inferior a 1. La actividad de corte está dominada por las facetas linguales; esto se refleja en el valor del índice B/L que es inferior a 1. El desgaste apical es notablemente elevado y tiene lugar con mayor magnitud en las cúspides bucales. Los resultados de los índices morfométricos muestran relieves bajos, con valores del índice inferiores a 0.2, el ángulo de inclinación del trigónido es superior a 40° y los talónidos notablemente expandidos, tanto en área como en longitud, con respecto al trigónido. La longitud relativa de las crestas es baja. Comparando con los índices de la Tabla 11.6, *R. nationalgeographica* exhibe valores de los índices de desgaste y morfométricos concordantes con la granivoría, la frugivoría y la insectivoría durófaga. El desgaste apical tan elevado sugiere que la resistencia inicial de las partículas procesadas fue alta (tanto las semillas como los insectos duros muestran resistencias iniciales altas). La masa corporal estimada para *R. nationalgeographica* (211.8 g) está fuera del rango delimitado por los cuartiles de los granívoros estrictos y se halla incluida en el rango de los insectívoros (Tabla 11.8), de manera que una dieta mixta entre insectos y semillas está mejor sustentada por el tamaño corporal estimado. Sin embargo, el consumo complementario de frutos blandos no queda descartado, porque el mismo no presenta demandas funcionales adicionales a las impuestas por la durofagia.

### POLYDOLOPIDAE

#### *Eudolops* Ameghino 1902 (Barranquense)

Las especies de este género se caracterizan por tener mandíbulas robustas y convexas ventralmente, con una diastema notable entre el canino y los premolares. Los incisivos se conocen sólo por sus alveólos, que sugieren que los mismos eran procumbentes. Los caninos también se conocen por los alveólos y eran relativamente pequeños. La dentición inferior postcanina se caracteriza por la ausencia de p2, la presencia de un p3 pequeño, levemente aserrado, bien comprimido y con el ápice agudo. Los premolares superiores son pequeños y con el ápice acuminado. El P1 está ausente, el P2 y el P3 son similares en tamaño. El P2 tiene tres cúspides, una central y dos pequeñas, anterior y posterior. El P3 tiene una única cúspide central de ápice agudo.

Los molares inferiores aumentan de tamaño hacia atrás y son braquiodontes y bunodontes, con las cúspides notablemente bulbosas. El número de cúspides varía en los distintos molares. En el m1 hay dos cúspides linguales y cuatro labiales. Las cúspides linguales son el metacónido grande y bulboso y el entocónido, que es más pequeño. Las cúspides labiales son el protocónido grande y largo, una pequeña cúspula posterior ubicada sobre la cresta que desciende del protocónido, una cúspide pequeña de posición más lingual y, finalmente, el hipocónido, que es la cúspide más grande del diente y está anteriormente emplazada con respecto al entocónido. En el m2 hay tres cúspides linguales y cuatro labiales. Las cúspides linguales son el metacónido que es grande, una cúspide supernumeraria y un entocónido posterior que es la cúspide lingual más pequeña. Las cúspides labiales son el paracónido pequeño aunque distintivo, el protocónido similar en tamaño a la supernumeraria lingual, una cúspide

supernumeraria labial (menor que el protocónido) y un hipocónido de gran tamaño, emplazado anteriormente con respecto al entocónido. El m3 tiene las mismas cúspides que el m2 si bien el diente es más largo y, como consecuencia, existe una mayor distancia entre las cúspides. El margen posterior es más angosto que el anterior, por lo que el diente posee un aspecto subtriangular en vista oclusal.

Los molares superiores son bilobulados y tienen hasta cuatro cúspides linguales y cuatro labiales. Las linguales son el paracónulo que es la única cúspide del lóbulo anterior; en el lóbulo posterior se aprecian tres cúspides subiguales, de las cuales las dos primeras corresponden al protocono y al metacónulo y la más pequeña a una cúspula accesoria. Las cúspides labiales son cuatro y están dispuestas en una única hilera. Estas cúspides corresponden a las estilares StB y StE. La StE está fusionada con el metacono y es de gran tamaño. El M1 tienen cuatro cúspides labiales y cuatro linguales, el M2 cuatro labiales y tres linguales y el M3 tres labiales y tres linguales.

Las distintas actividades masticatorias están claramente separadas en este género de acuerdo con la especialización morfológica de la dentición:

Incisión: ya se ha mencionado antes que la morfología alveolar conocida para *Eudolops* sugiere la presencia de insicivos procumbentes. La captura inicial de la presa se llevaba a cabo con los insicivos, los que pudieron haber actuado como punzones o como pinzas en conjunto con los superiores. No se puede establecer la capacidad de protrusión mandibular para utilizar los incisivos como puntas, ya que los dentarios preservados no conservan la región condilar; tampoco se conocen restos craneanos como para estimar las diferencias en las longitudes de la serie superior e inferior.



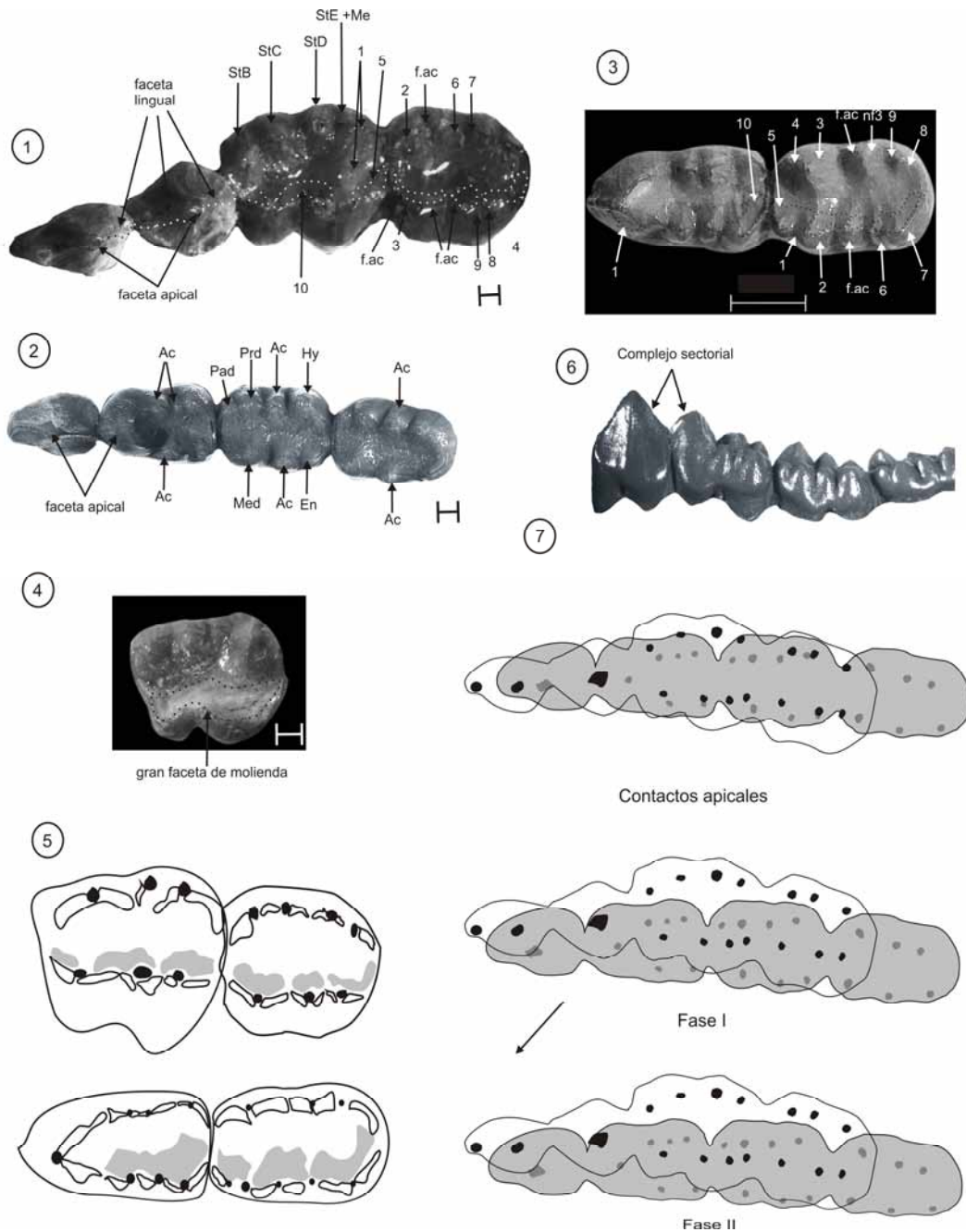


Figura 12.79. *Eudolops*. 1. *E. caroliameghinoi*, vista oclusal de los P2-M2 derechos (MLP 77-VI-14-5) con la nomenclatura cuspidal y facetaria. 2. Vista oclusal de los p3-m3 izquierdos (MACN A 10334). 3. Vista oclusal de los m1-2 derechos (MACN A 10333). 4. *E. tetragonus*, vista oclusal del holotipo, un M1 derecho (MACN A 10358). 5. Esquemas de desgaste para los M1-2 arriba y los m1-2 abajo de *E. caroliameghinoi*, en gris las facetas de molienda. 6. Vista labial de una mandíbula (la misma especie) mostrando el complejo sectorial. 7. Esquemas probables de oclusión con los movimientos masticatorios representados por las flechas. Escala: 1 mm.

Corte-rotura: el complejo sectorial está formado por los segundos y terceros premolares superiores y por el tercer premolar inferior más el trigónido del m1. Los contactos entre las estructuras superiores e inferiores ocurren antes de que los molares superiores e inferiores tomen contacto. El ápice del P2 contacta con el ápice del p3, en tanto que el ápice del P3 lo hace con el protocónido del m1. Estos contactos están evidenciados por facetas planas con forma romboidal en los ápices de las cúspides

involucradas (Fig. 12.79; 1 y 2). El valor de PS para el p3 de *E. caroliameghinoi* es de 0.78, lo que indica que este diente es comprimido lateralmente y poco robusto.

Molienda: en esta etapa los molares entran en oclusión y predomina la actividad de molienda; sin embargo, la actividad de corte a lo largo de las crestas molares existe y es también importante. El contacto entre las series superior e inferior comienza con el protocónido del m1 alojado en el espacio interdental entre el P3 y el M1. La ubicación exacta del mismo corresponde a la zona donde confluyen la cresta posterior del P3 y la anterior de la StB. En esta etapa del ciclo masticatorio los premolares que conforman el complejo sectorial se hallan completamente encastrados, hallándose el ápice del p3 en la confluencia de la cresta posterior del P2 y la anterior del P3 (Fig. 12.79; 7). Los contactos en los molares posteriores que no conforman el complejo sectorial se dan entre los siguientes pares de cúspides: (1) en el margen bucal, protocónido / StE + metacono; paracónido / StD; hipocónido / StB; (2) en margen lingual, metacónido / Ac. lingual; entocónido / paracónulo distal. Con esta disposición de cúspides da comienzo la Fase I en la cual predominan los movimientos oblicuos (antero-linguales), en los cuales el hipocónido se desplaza desde su posición inicial entre las StC y StD hasta su posición final sobre la caras internas del paracónulo distal y del protocono mesial. Este desplazamiento genera las facetas 6 y 7 de corte y la 10 de molienda. El protocónido, en tanto, se desplaza anterolingualmente hasta alojarse sobre el metacónulo interno, generando las facetas 1 y 2 de corte y 5 de molienda. El paracónulo mesial interno es ocupado por la primera cúspide accesoria labial que, en el m2, es la única presente, generándose la neofaceta 5. A medida que el desgaste avanza, las facetas de molienda sobre la cara oclusal de molares se hacen coalescentes, generando una gran faceta continua (Fig. 12.79; 4). Las facetas linguales 3 y 4 son generadas por el metacónido al contactar con el paracónulo mesial y el metacónulo distal, mientras que la 8 y la 9 son generadas por el entocónido al contactar con la cúspide accesoria lingual y con el metacónulo mesial. Las neofacetas de corte se generan en el margen bucal sobre la cara distal de la StB y la externa de la cúspide accesoria labial. En el margen lingual se generan sobre la cara distal del metacónulo y sobre la cara mesial de la cúspide accesoria lingual en los molares superiores. Estas facetas tienen su correlato inferior sobre las caras mesial y distal de la cúspide accesoria lingual (Fig. 12.79; 1-3).

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI /TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	
<i>E. tetragonus</i>	VAQ	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	2600.47*
<i>E. caroliameghinoi</i>	BAR	0.02	38.9	61.1	62.4	37.5	0.63	0.60	0.05	1.40	1.39	NA	0.6	1.48	47.8	2199.4

Tabla 12.79. Variables de desgaste y morfométricas para las especies de *Eudolops*. (\*) La estimación corresponde a la fórmula general de marsupiales ya que está basada en un M1.

El análisis cuantitativo del desgaste sobre la dentición molar muestra un predominio de la Fase II por sobre la Fase I (Tabla 12.79), como así también de las facetas linguales de corte por sobre las bucales. Esto se traduce en valores inferiores a 1 de los índices de desgaste que, comparados con los valores de la Tabla 11.6, sugieren hábitos frugívoros, granívoros o folívoros. Sin embargo, los índices de desgaste son más consistentes con la frugivoría. Los valores de relieve son inferiores a 0.2, los de PWA

ligeramente superiores a 40°, los talónidos están muy expandidos y las crestas reducidas, con un valor de LC/LT de 0.6. El tamaño corporal estimado para las especies de *Eudolops* (Tabla 12.79), aunque está dentro del rango de variación de la frugivoría, se encuentra por encima del cuartil superior, de modo que es probable el consumo de elementos adicionales como insectos e incluso hojas de dicotiledóneas. En este sentido, el elevado porcentaje de facetas de linguales está asociado con un incremento de materia vegetal con mayor resistencia y, por lo tanto, mayor demanda de corte y molienda. La presencia de crenulaciones en el esmalte de algunos especímenes (Fig. 12.79; 2) sustenta también un consumo de materia vegetal resistente. Es interesante recordar aquí que la molienda es el resultado de la aplicación simultánea de estrés de corte y compresión sobre la partícula de alimento, de modo que la existencia de crenulaciones multidireccionales puede verse como una multiplicación de pequeñas crestas que aumentan la capacidad de corte de los molares. Sobre esta base, aquí se establece una dieta mixta para *Eudolops* conformada por frutos y hojas de dicotiledóneas.

***Archaeodolops* Ameghino 1903 (fauna de Paso del Sapo-Barranquense)**

La mandíbula de *Archaeodolops clavulus* es notablemente grácil; a juzgar por la morfología alveolar, debió haber portado incisivos procumbentes. La especie conserva un p2 pequeño, subtriangular en vista oclusal y con una cresta posterior. El p3 es asimétrico, con su margen postero lingual ensanchado (PS= 0.77); es mucho más alto que el m1 y, en vista lateral, es rectangular. Este diente tiene una costilla arqueada que se extiende sobre el margen labial desde el borde anterior del diente hasta el borde anterior de su raíz posterior. La cresta anterior está desarrollada y la posterior es subhorizontal; ambas presentan su borde levemente aserrado. El m1 es un diente más corto que el p3 y tiene el protocónido alto, ligeramente lingual y con dos cúspides localizadas al final de las crestas posteriores. La cresta anterior del protocónido es corta, por lo que el ápice del mismo está casi pegado al p3 formando el complejo sectorial. Sobre el margen lingual el m1 tiene tres cúspides, una pequeña en el extremo de la cresta posterolingual del protocónido, una grande y cónica de posición medial y el entocónido más pequeño y también cónico. Sobre el margen labial, el m1 tiene cuatro cúspides que son de tamaños variables, siendo la más grande la cúspide más posterior, el hipocónido. En el extremo de la cresta posterolabial del protocónido hay una pequeña cúspide; entre ésta y el hipocónido se localizan las dos cúspides accesorias restantes. El m2 es de tamaño similar, con igual número de cúspides linguales y labiales que el m1 pero con las cúspides labiales más grandes. Del m3 no se ha preservado ninguna corona y sólo se lo conoce por la morfología alveolar que indica una longitud similar a la del m2.

No pueden determinarse las relaciones oclusales para *Archaeodolops clavulus* ya que se desconocen los elementos de la dentición superior. Sin embargo, la morfología general y de las facetas de desgaste permiten elaborar un probable esquema de oclusión durante la oclusión céntrica. El p3 presenta una faceta de desgaste en su borde posterolabial que se continúa hacia abajo sobre el borde posterior de la corona. Esta faceta es continua con la 1 sobre la ladera mesial del protocónido del m1. Debido a la disposición ligeramente lingual del ápice del protocónido se genera, sobre el margen labial, una plataforma de desgaste que corresponde al lóbulo anterior de la gran faceta de molienda (Fig.

12.80). Esta faceta en el lóbulo anterior se interpreta como la 5, mientras que la del lóbulo posterior se interpreta como la 10. En el margen lingual, el metacónido muestra desgaste en sus caras anterior y posterior; tales facetas se interpretan como la 4 (anterior) y la 3 (posterior). En el margen labial el desgaste es importante sobre la cara anterior de la primer cúspide accesoria y posterior del hipocónido. En las cúspides intermedias el desgaste es leve y se restringe al borde labial de la corona (Fig. 12.80). Las facetas de molienda deben haber tenido su correlativa en los molares superiores sobre el paracónulo (la 5) y sobre el protocono (la 10). La faceta 1 y la neofaceta 1 sobre la cara anterolabial del m1 deben haber sido generadas por el rozamiento con la corona del P3. Esto implica un apareamiento de la primer cúspide accesoria labial del m1 y el paracónulo de su antagonista superior como así también del hipocónido con el protocono. En tal caso, las facetas linguales del m1 son generadas en el contacto con las mismas cúspides durante la Fase I lingual. Las facetas labiales del m1 deben haber sido generadas durante el contacto con las laderas de las cúspides estilares. En tal sentido es probable que, al igual que en los restantes polidolópodos, la faceta 6 del hipocónido haya sido generada por el contacto con la StC mientras que la 7 corresponda a la interacción con la StD durante la Fase I bucal. El desgaste sobre el m2 difiere del m1 en la extensión relativa de la faceta 1 y la neofaceta 1, las que son más pequeñas en este diente.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI /TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	
<i>A. clavulus</i>	VAQ	0.06	45.4	54.5	72.5	27.5	0.83	0.37	0.125	2.53	2.2	NA	0.74	2.56	45.2*	71.06

Tabla 12.80. Variables de desgaste y morfométricas para *Archaeodolops clavulus*.

El análisis cuantitativo del desgaste muestra un predominio notable de la actividad de molienda. La Fase II alcanza el 72% del desgaste total, mientras que la Fase I es predominantemente lingual (54.5%). El desgaste apical es bajo y los resultados de los índices de desgaste son inferiores a 1, tanto en el B/L como para el F1/F2 (Tabla 12.80). Las variables morfométricas muestran valores consistentes con la frugivoría en la mayoría de los índices. El relieve es inferior a 0.2, el ángulo de inclinación de la pared distal del trigónido es ligeramente superior a 40, los talónidos están ampliamente expandidos en relación a los trigónidos y la longitud relativa de las crestas es baja ( $LC/LT < 1$ ).

Los resultados de estos índices, así como también los del desgaste molar, concuerdan con una dieta basada en frutos blandos y jugosos. El desgaste apical es bajo, tanto en los molares como sobre el p3, lo cual indica que los alimentos procesados tuvieron resistencias iniciales bajas. El tamaño corporal estimado para *A. clavulus* es 71.6 g, un valor que se encuentra en el intervalo delimitado por los cuartiles inferior y superior para la frugivoría.

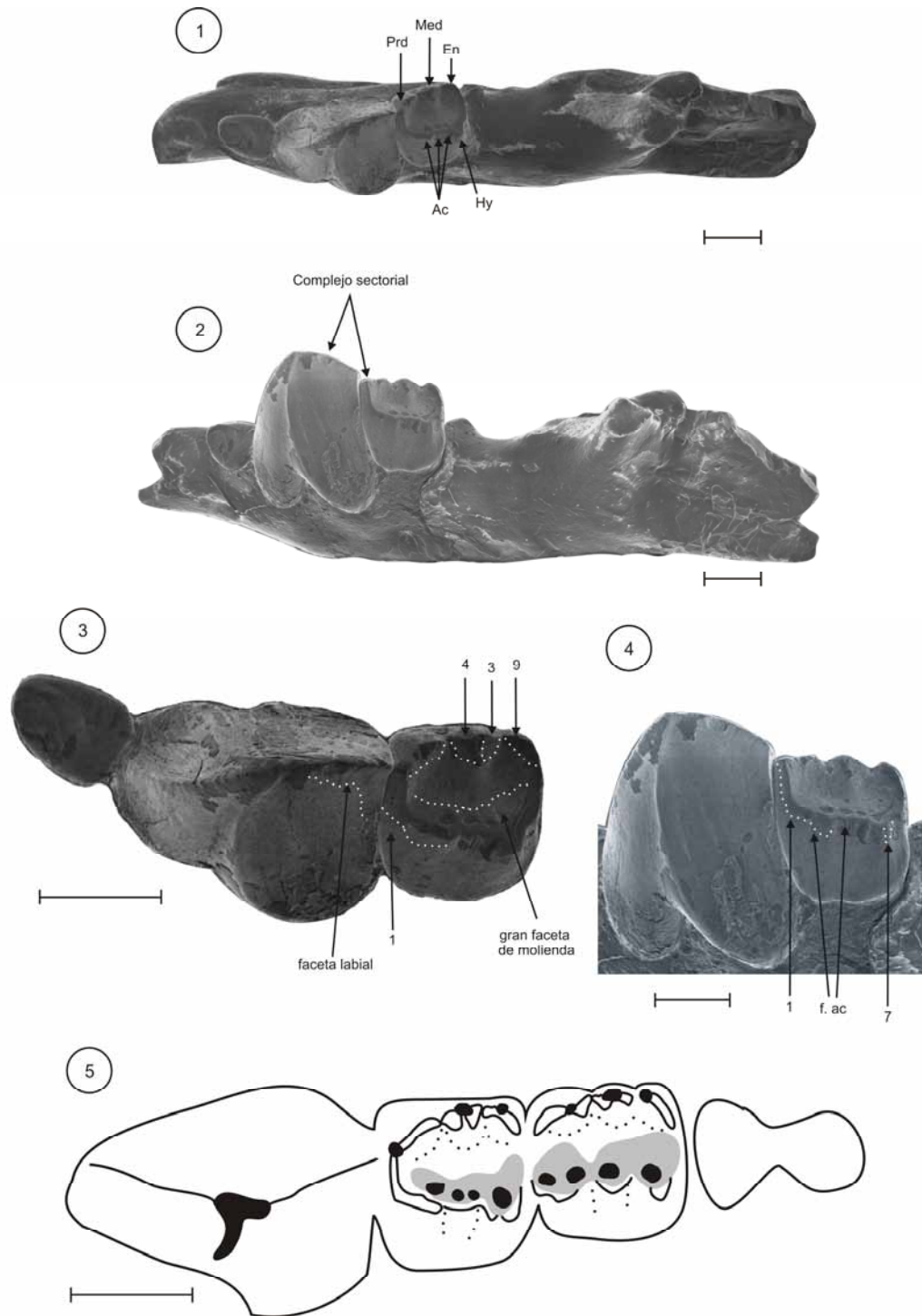


Figura 12.80. *Archaeodolops clavulus*. 1. Vista oclusal de los p2-m1 (MACN 10356) con la nomenclatura cuspidal. 2. Vista oculo-labial del mismo espécimen. 3. Vista ampliada de los p2-m1 del mismo espécimen con las facetas de desgaste. 4. Vista ampliada labial con las facetas de desgaste. 5. Esquema de desgaste de los m1-2 (MACN 10360) basado en dibujos de cámara clara. Escala: 1 mm.

***Polydolops* Ameghino 1897 (Vaquense-Mustersense)**

Las especies de *Polydolops* tienen las mandíbulas notablemente robustas, los incisivos procumbentes, los caninos pequeños y, luego de una gran diastema, el p2 que es pequeño y se ubica en la base del p3. Este último diente es grande, tiene el ápice rectangular y aserrado, con dos carenas labiales y dos linguales. La carena externa es más recta y la interna más curvada. En el ápice se observan siempre dos pequeñas cúspulas, más verticales y marcadas que las que forman la sierra en las aristas del diente. Los molares inferiores son braquiodontes y reactangulares en vista oclusal. El m1 tiene el protocónido medial y le siguen tres cúspulas labiales subiguales y pequeñas. Por detrás de ellas se ubica el hipocónido, el cual es grande y está ligeramente adelantado respecto del entocónido. En el margen lingual hay cuatro o cinco cúspides pequeñas que componen un borde cortante y su expresión es variable. El entocónido es la más posterior de esta cúspide. El m2 tiene cuatro cúspides labiales. En el extremo anterolabial se ubica el paracónido que es pequeño pero distintivo y ubicado muy próximo al protocónido. La cúspide accesoria central está ubicada lingualmente respecto del protocónido y es más pequeña que este y que el hipocónido. Este último está a la misma distancia anteroposterior que el entocónido. Las cúspides labiales están claramente diferenciadas y hay surcos verticales que las individualizan y le dan un aspecto lobulado al margen labial de la corona. En el margen lingual las cúspides son tres o cuatro, siendo el metacónido la más grande. El m3 es similar al m2 pero se angosta hacia atrás, dándole en sección un aspecto ovalado. La dentición superior conocida está caracterizada por la presencia de dos premolares y tres molares. El P2 es más ancho y largo que el P3 y tiene dos carenas bien marcadas, una en cada margen de la corona, que se extienden hasta el margen anterior de la raíz posterior. El P3 es romboidal en sección, con una carena labial notable y una lingual más débil. El M1 es rectangular en vista oclusal; tiene tres cúspides linguales dispuestas en dos lóbulos. En el anterior se ubica sólo el paracónulo, mientras que en el posterior lo hacen el protocono y el metacónulo. En el margen labial están las cuatro cúspides estilares (StB-StE) alineadas y de tamaño similar. Lingualmente a la StB se halla el paracono, muy pequeño. Adicionalmente hay tres cúspulas accesorias labiales de tamaño considerable. Dichas cúspulas se ubican entre la StB y la StC la primera, entre la StC y la StD la segunda y entre la StD y la StE la tercera. Detrás de esta última hay un reborde basal que posee tres cúspulas adicionales. El M2 es cuadrangular en sección y tiene tres cúspides linguales: el paracónulo anterior, el protocono medial y el metacónulo posterior. El protocono es más pequeño que las otras dos cúspides. En el margen labial hay tres cúspides principales (StB, StC y StD). La StB y la StD son las de mayor tamaño; por detrás de la última hay dos cúspulas pequeñas que corresponden a la StE y a una cúspide accesoria. El paracono y el metacono están presentes pero fusionados a la StB y la StD respectivamente, siendo el metacono más visible y grande. El M3 es pequeño y subtriangular con tres cúspides labiales y dos linguales.

Al igual que lo que ocurre en otros polidolópidos, las especies de *Polydolops* muestran una separación de las actividades de corte y rotura por un lado y de molienda por el otro. Las primeras se llevan a cabo en el complejo sectorial y la segunda en la dentición molar. La altura mandibular relativa

debajo de la junta p3-m1 es 2.83; este es el punto de máxima altura del dentario, por lo cual se infiere que las máximas fuerzas masticatorias son aplicadas en este punto. En comparación con algunas especies de *Kramadolops* para las que también se conocen mandíbulas, este valor de altura relativa del dentario es relativamente bajo, teniendo en cuenta que el mismo está relativizado a la longitud del m2 utilizada para ponderar las diferencias de tamaño. El valor de PS para el p3 sectorial de *P. thomasi* es, en promedio, de 0.98.

Tanto los premolares superiores como el inferior son muy aserrados (Fig. 12.81). Las estriaciones están orientadas en sentidos opuestos en las crestas anteriores y posteriores de cada premolar. Durante la interacción entre la hoja sectorial del p3 con las crestas posterior del P2 y anterior del P3, las estriaciones del premolar inferior se interdigitan con las de los superiores, generando así una especie de “trampa” para las partículas de alimento. El ápice del p3 muestra una concavidad producto de la confluencia de las estriaciones con direcciones opuestas de sus crestas anterior y posterior. Esta depresión genera una muesca que, durante la oclusión, se opone a la muesca presente entre los P2-3 (Fig. 12.81); su funcionamiento es similar al de las muescas presentes en la paracrística de los carnívoros, atrapando las porciones de material más resistentes y concentrando la fuerza de corte en ese punto. Las estriaciones opuestas, por su parte, generan un mecanismo de sujeción (en los valles intercalados) y desgarrar (con el ápice de la estriación) de la partícula de alimento. El sistema de estrías en las crestas de los dientes sectoriales incrementa la capacidad de corte de los mismos cuando el alimento que se procesa es resistente pero elástico. Sin embargo, cuando el alimento procesado es duro y quebradizo, las estriaciones no resultan ventajosas. En el caso de las especies de *Polydolops*, el p3 se desgasta diferencialmente y exhibe una faceta apical que parte de la muesca y se extiende por la cresta posterior borrando las estrías, mientras que en la cresta anterior perduran con mayor entidad. Esta faceta puede ser la respuesta al procesamiento de materiales duros sin desmedro de la capacidad de corte del premolar, el que permanece sobre la cresta anterior del mismo.

Los premolares superiores e inferiores muestran facetas de desgaste que sustentan la oclusión entre los P2-3 y el p3, tal como se aprecia en la Figura 12.81. El p3 inferior tiene una faceta de desgaste posterolabial que es continua con la faceta anterolabial del trigónido del m1 (Fig. 12.82). En los premolares superiores esta faceta tiene sus correlativas sobre las laderas posterolingual y anterolingual del P3. El P2 exhibe una faceta posterolingual notable que corresponde a la interacción con la ladera anterolabial del p3. Este esquema de facetas indica que la cresta cortante del p3 actúa sobre las crestas posterior del P2 y anterior del P3, mientras que el trigónido del m1 interactúa con la cresta posterior del P3.

En la dentición molar, particularmente sobre el m1, se evidencian los contactos apicales del inicio de la masticación rítmica. En tal sentido, en el margen labial el hipocónido contacta con la StC mientras que el protocónido lo hace con el cingulo anterobasal labial. En el margen lingual el metacónido contacta con el protocono y el entocónido con el metacónulo en su porción mesio-oclusal. Estos contactos se evidencian por facetas lagunares sobre los ápices de las cúspides inferiores y

superiores involucradas (Fig. 12.82; 1 y 2). Las facetas de corte y molienda tienden a coalescer en facetas grandes y continuas (Fig. 12.82).

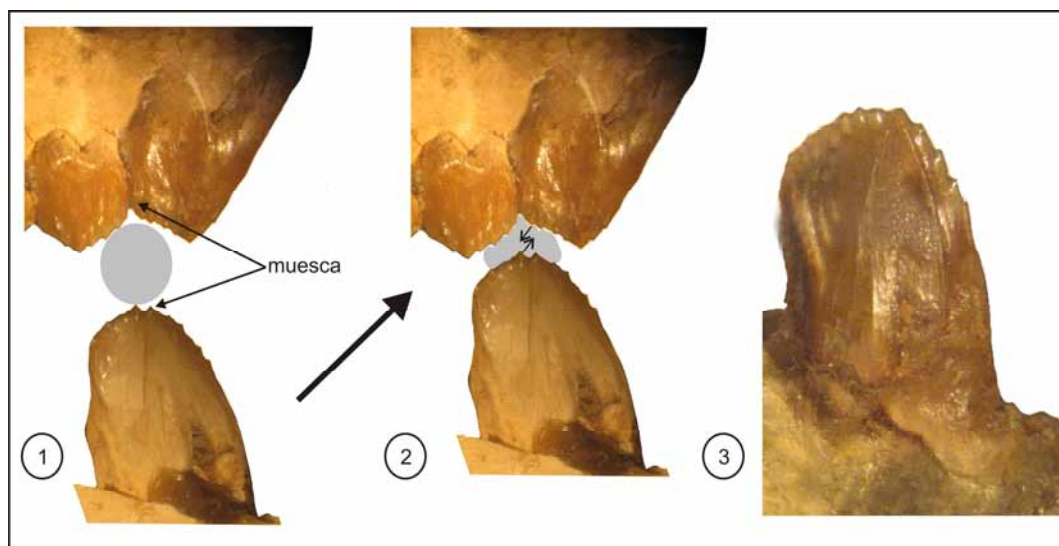


Figura 12.81. Mecanismo de acción de los antagonistas oclusales P2-3/p3 en las especies de *Polydolops*: 1. Durante el estadio previo al contacto con el alimento. 2. Durante la etapa de corte y compresión del alimento. 3. Vista labial de un p3 con la morfología de las estriaciones sobre la cresta cortante. La flecha marca la dirección de movimiento del p3.

En la serie superior las facetas de molienda se generan sobre la cara oclusal del paracónulo anterior + metacónulo posterior (faceta 5) y sobre la cara oclusal del protocono + paracónulo distal + metacónulo mesial (faceta 10). Con el desgaste, estas facetas se unifican y forman una gran faceta de molienda. Sobre esta faceta se han identificado estrías direccionales que indican un movimiento masticatorio oblicuo. Dichas estrías se pueden observar sobre las crestas anterior del paracónulo y protocono del M1 y sobre la cresta posterior del paracónulo del M2; forman un ángulo de  $62.34^\circ$  con respecto al eje molar (línea recta que une las cúspides de los P2, P3 y M1). En los molares inferiores las estrías también son visibles; sin embargo, dada la movilidad de mandíbula no se puede establecer el ángulo de las mismas con respecto al eje molar. El eje molar en la serie inferior está orientado  $17.04^\circ$  en promedio con respecto al eje dentario. En la serie inferior, las facetas 5 y 10 tienen lugar sobre la cara anterior y oclusal del protocónido y sobre la cara oclusal del hipocónido. En algunos especímenes se observa, sobre la cara oclusal de la cúspide accesoria labial, su correspondiente faceta de molienda que rápidamente se unifica con la faceta 10, extendiéndose ambas hasta la



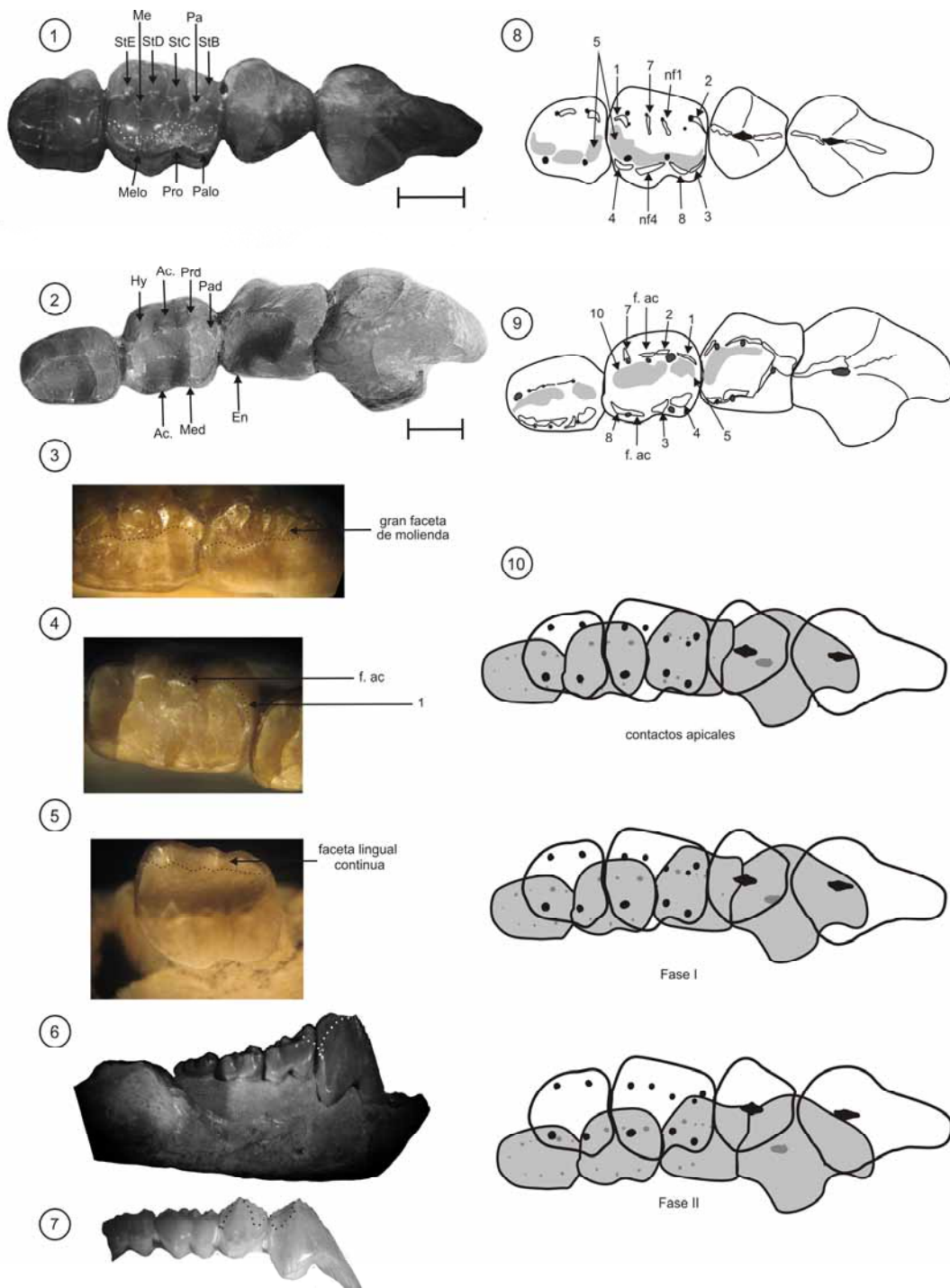


Figura 12.82. *P. thomasi*. 1. Vista oclusal de los P2-M2 (MACN 10338) con la nomenclatura cuspidal. 2. Vista oclusal de los p3-m3 (MACN 10337). 3-5. Vista oclusal de los m1-2 con la facetas de molienda y de corte labiales y linguales (MACN 10343). 6. Vista lateral del espécimen de 2, un fragmento mandibular con los p3-m3 mostrando la faceta de desgaste sobre el complejo sectorial. 7. Vista lingual del espécimen de 1, un fragmento maxilar con los P2-M2 mostrando las facetas de desgaste sobre el complejo sectorial. 8-9. Esquemas de desgaste para las series superior (8) e inferior (9). 10. Esquema probable de oclusión durante los estadios masticatorios. Escala: 2 mm.

postprotocrista que desciende en forma transversal al eje molar. Las facetas linguales de corte son reducidas pero están presentes y se extienden a modo de cinta, a lo largo de todo el margen lingual de los molares superiores e inferiores. La única faceta accesoria desarrollada tiene lugar sobre la cara distal del paracónulo y la lingual de la cúspide accesoria lingual medial. La faceta 9 no se desarrolla ya que el protocono está incorporado al entoflexo de modo que las crestas (preprotocrista y postprotocrista) han desaparecido. En el margen labial, la única faceta accesoria tienen lugar sobre la cara lingual de la StC y la labial de la cúspide accesoria labial medial. La faceta 6 no está presente ya que la crística oblicua está muy reducida. Las restantes facetas de corte están presentes aunque siempre con extensión limitada. Un rasgo notable de las especies de *Polydolops* es la variabilidad que existe en el número de cúspides accesorias labiales y linguales (véase más arriba); estas cúspides portan pequeñas facetas de desgaste que rápidamente se unifican y forman las facetas continuas y laminares de la Figura 12.82; 5.

En cuanto a los movimientos masticatorios durante la Fase I, el hipocónido del m1 se desplaza desde su posición inicial sobre la StC en dirección antero lingual hasta su posición sobre el protocono/metacónulo mesial en la oclusión céntrica, generando la faceta 10. El protocónido se desplaza en el mismo sentido desde su posición inicial al final de la cresta del P3, rozando con la pared distal del mismo premolar. En el M3, el protocónido del m2 genera la faceta 5 sobre la cara anterior del paracónulo. Las facetas de molienda en los molares superiores e inferiores están invertidas y tienen la típica forma de medialuna, con su máxima concavidad en el sentido del desplazamiento, que en este caso es antero-lingual.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI /TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	
<i>P. thomasi</i>	VAO	0.03	23.08	76.92	86.09	11.30	0.3	0.13	0.2	1.59	1.68	NA	1.08	1.93	47.37	630.86
<i>P. thomasi</i>	BAR	0.01	14.29	85.71	83.94	15.33	0.17	0.18	0.08	4.26	4.24	NA	0.86	3.97	47.70	701.04

Tabla 12.81. Variables de desgaste y morfométricas para las especies de *Polydolops*.

Las variables de desgaste indican un predominio notable de la Fase II por sobre la I en la dentición molar (Tabla 12.81). Las facetas de corte linguales son notablemente más extensas que las labiales, aunque reducidas con respecto a las de molienda. El desgaste apical es bajo sobre los molares. Los índices de desgaste F1/F2 y B/L son inferiores a 1. Las variables morfométricas indican relieves inferiores a 0.2, PWA ligeramente superiores a 40°, talónidos notablemente expandidos (mucho más en las especies de barranquenses) y longitudes relativas de las crestas cercanas o inferiores a 1.

Tanto los resultados cuantitativos del desgaste como los morfométricos son consistentes con una dieta basada en frutos blandos. Sin embargo, la presencia del enorme complejo sectorial sugiere la masticación de elementos más duros que las frutas turgentes o jugosas. En este sentido, ya se ha mencionado previamente que en *Burramys parvus* (un marsupial plagiaulacoideo viviente) la dieta está compuesta por polillas y bayas y varía estacionalmente. Las polillas se encuentran tienen una dureza intermedia en la escala de Freeman (1981) mientras que las bayas tienen una resistencia relativamente baja que, además, está circunscripta al pericarpio que puede ser de naturaleza variable. En este contexto, el desgaste apical sobre el p3 de *Polydolops* puede responder al procesamiento de partes del

exoesqueleto de insectos relativamente duros, mientras que las estriaciones duraderas sobre la cresta anterior del mismo pueden reflejar la actividad de corte necesaria para fraccionar el pericarpio resistente de las bayas. La masa corporal de las especies de *Polydolops* (superior a los 600 g) es consistente con una dieta basada en frutos e insectos (Tabla 11.8 y Fig. 11.14).

***Kramadolops*** Goin Abello Chornogubsky 2010 (Vaquense-fauna de La Cantera)

Los representantes de este género se caracterizan por tener un incisivo inferior procumbente con un pequeño canino posterior que está separado de los premolares por una notable diastema. El número de premolares varía entre 2 y 1. El p3 es grande, plagiaulacoideo y su morfología varía entre las distintas especies, desde robusto y ensanchado posteriormente hasta comprimido lateralmente y más largo que ancho. En vista lateral este premolar es asimétrico, con la cresta posterior subhorizontal y con dos carenas labiales. Las crestas son claramente aserradas en *K. abanicoi*; sin embargo, *K. mayoi* y *K. maximus* muestran un relicto de aserramiento en el extremo basal de su cresta anterior, el que se ha preservado a pesar del desgaste. El ápice del p3 presenta en todas las especies una laguna de desgaste apical que se extiende a lo largo de la cresta posterior. Los molares inferiores son bulbosos y bilobulados. El m1 tiene el protocónido de posición medial y le siguen por el margen labial una cúspide accesoria pequeña y el hipocónido saliente. El margen lingual tiene una cúspide medial (el metacónido) y el entocónido más pequeño y comprimido lateralmente. El m2 es rectangular en vista oclusal y sobre el margen labial tiene tres cúspides: el protocónido y una cúspide accesoria en el primer lóbulo y el hipocónido en el segundo. En el margen lingual el m2 tiene un metacónido grande y subtriangular en vista oclusal y una cúspide accesoria medial más grande que el entocónido posterior. El m3 es ovalado en vista oclusal y se adelgaza hacia atrás. En el margen labial este diente tiene tres cúspides y hasta cuatro en el lingual. La dentición superior muestra un complejo sectorial conformado por los P2-3 (conocida sólo para *K. mckennai*). El P2 es más grande que el P3, tienen la cresta posterior aserrada, dos carenas linguales y es más ancho en su extremo anterior. El P3 está ligeramente curvado, es aserrado y subtriangular en vista lateral. Los molares superiores son rectangulares en vista oclusal, no tienen cúspides accesorias y tienen el paracono ausente y el metacono relictual. La StB y la StE son las mayores cúspides labiales y las StC y StD están reducidas en tamaño. En el margen lingual, los molares superiores tienen tres cúspides de tamaño similar (paracónulo, protocono y metacónulo). Los cíngulos anteriores están expandidos y forman parte de la plataforma de oclusión. En las esquinas anterolabial y posterolabial has dos crestas que emiten las cúspides estilares y están recurvadas lingualmente.

La dentición de *Kramadolops* muestra una separación clara de las actividades masticatorias:

Incisión: dado que no existen hasta el momento restos craneanos completos y asociados a restos mandibulares de ninguna especie del género, no se puede establecer la funcionalidad más probable de los incisivos procumbentes inferiores.

Corte-rotura: en función de la morfología del holotipo y único espécimen conocido de *K. mckennai*, se interpreta que el complejo sectorial de *Kramadolops* estaba conformado por dos premolares superiores plagiaulacoideos y uno inferior (el p3 + el trigónido del m1). Los premolares

inferiores son morfológicamente variables en las distintas especies, así como la robustez de las mandíbulas. En tal sentido, como lo refleja el índice PS (Tabla 12.82), *K. fissuratus* y *K. maximus* son las especies con los p3 más comprimidos, mientras que *K. abanicoi* es la que presenta el p3 más robusto. Todas las especies del género exhiben un gran desgaste apical en el premolar plagiaulacoideo inferior, el que se extiende por sobre la cresta posterior y la ladera labial del mismo (Fig. 12.83). Las relaciones oclusales de los premolares inferiores con los superiores deben haber sido similares a aquellas de *Polydolops* o *Eudolops* en la cual el p3 ocluye con las crestas posterior del P2 y anterior del P3, en tanto que el trigónido del m1 contacta con la cresta posterior del P3. Las facetas de desgaste sobre los premolares inferiores se disponen labialmente en todas las especies y se ubican contiguas a la cresta posterior. No se puede corroborar la faceta correlativa en los premolares superiores, ya que no existen restos asociados para una misma especie. Sin embargo, en *K. mckennai* las crestas aserradas se ubican posteriormente en el P2 y anteriormente en el P3, sugiriendo que en esta región ocurre la oclusión con el p3. El notable desgaste apical posterior sobre el p3 de todas las especies sugiere que este diente soportó las mayores fuerzas compresivas; esto se evidencia también en la profundidad del dentario, que es máxima debajo del contacto p3-m1. Los valores de profundidad del dentario corregidos por el tamaño (largo del m2) resultaron notablemente más altos en *K. maximus* y *K. abanicoi*.

ESPECIE	N	PS	PD (trig m1)(mm)	L m2 (mm)	PD/ L m2
<i>K. mayoi</i>	1	0.71	7.87	4.38	1.79
<i>K. abanicoi</i>	1	0.80	10.07	4.46	2.25
<i>K. fissuratus</i>	2	0.45	na	4.54	na
<i>K. maximus</i>	1	0.48	15.42	6.18	2.49

Tabla 12.82. Medidas dentarias y mandibulares de las especies de *Kramadolops*.

Las relaciones oclusales en la dentición molar de *Kramadolops* se han determinado a partir del estudio de las facetas de desgaste de los M1-2/m2-3, particularmente de la *K. fissuratus* que cuenta con los especímenes menos desgastados. Las restantes especies están representadas por elementos muy gastados que dificultan la interpretación de la morfología cuspidal y, por lo tanto, de las facetas de desgaste. Los contactos apicales ocurren entre el hipocónido y las cúspides estilares StC/StD; el protocónido con el cíngulo posterobasal (por detrás de la StE + metacono); el metacónido con el metacónulo y el entocónido con el protocono (Fig. 12.84). Estos contactos se evidencian particularmente sobre los ápices de las cúspides linguales superiores y sobre las labiales inferiores. Los movimientos durante la etapa rítmica están restringidos en un sentido anterolingual, tal como lo demuestran las facetas de molienda sobre las caras oclusales de las cúspides linguales superiores y labiales inferiores (Fig. 12.84). Al igual que en los restantes polidópidos, estas facetas se hacen coalescentes con el avance del desgaste, generando una gran faceta continua de molienda. Durante la Fase I bucal el hipocónido se desplaza anterolingualmente generando la faceta 6, la que se dispone sobre la ladera posterolabial de la StB. La faceta 7, evidente en los molares inferiores, no ha podido ser observada en ningún espécimen sobre los molares superiores.

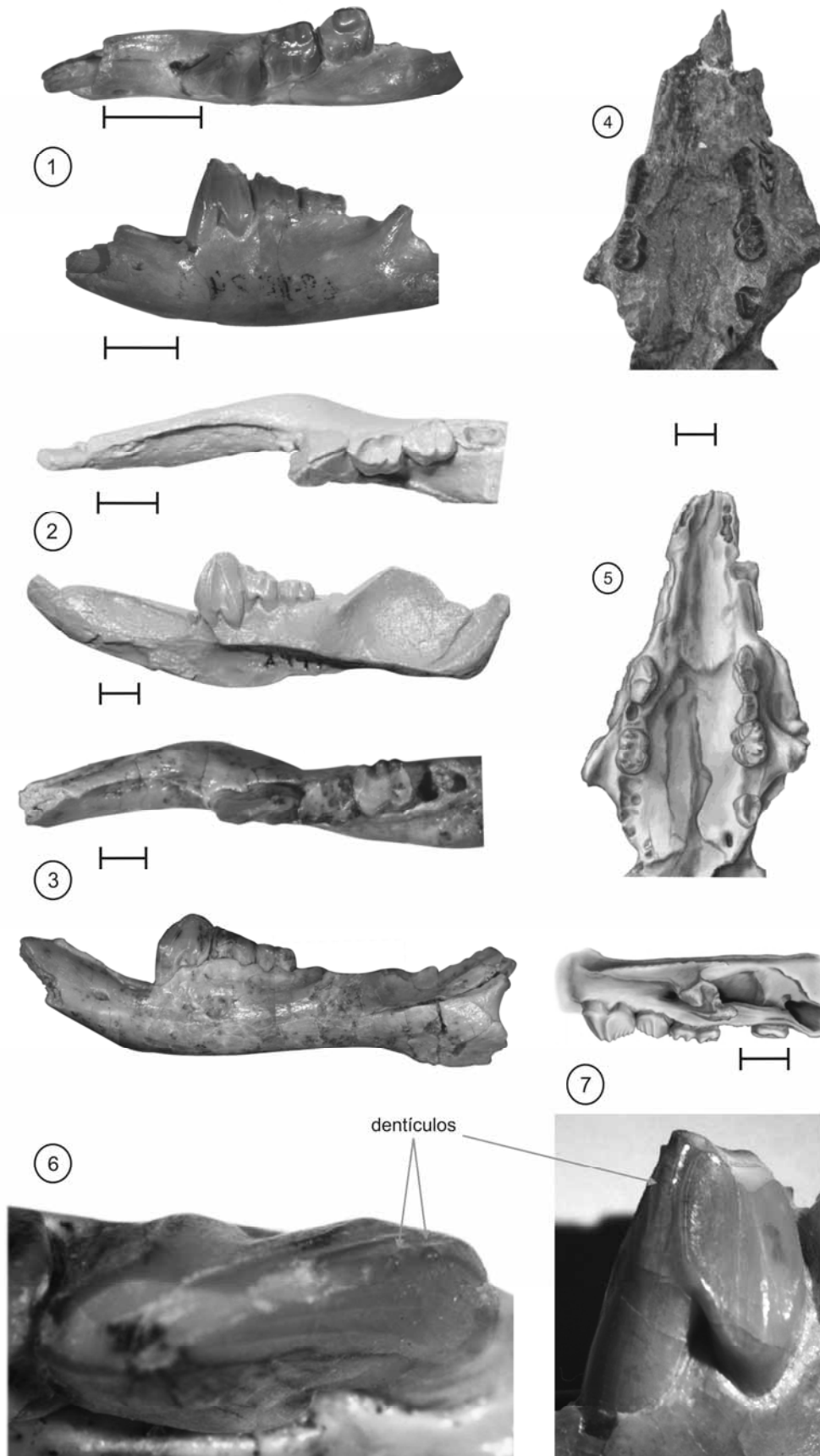


Figura 12.83. *Kramadolops*. 1. Vista oclusal y labial de una mandíbula de *K. mayoi* (MLP 69-III-24-14). 2. Vista oclusal y labial de la mandíbula de *K. abanicoi* (SGOPV 2941). 3. Vista oclusal y labial de *K. maximus* (LIEB-Pv 4500). 4-5. Vista palatal y labial del holotipo de *K. mckennai* (SGOPV 3476) (modificado de Flynn y Wyss, 1999). 6. Vista ampliada del p3 de *K. maximus* con los dentículos de la cresta aserrada. 7. Vista ampliada del p3 de *K. mayoi* con el mismo detalle. Escala: 5 mm.

A diferencia de las restantes facetas labiales, la 7 se dispone en un plano más oclusal, por lo cual se infiere que su correlativa superior debió hallarse sobre la base de la StE, allí donde la ladera anterior de la misma comienza a elevarse (Fig. 12.84; 1). El protocónido, por su parte, en su desplazamiento anterolingual genera la faceta 1 sobre la cara anterior y lingual de la StE + metacono. No hay evidencias de la faceta 2 tanto en los molares superiores como los inferiores; no obstante, si el esquema de oclusión es válido la misma debería hallarse sobre la cresta posterior curvada de la StE. Durante la Fase I lingual, el metacónido contacta con las crestas posterior del metacónulo y anterior del paracónulo generando las facetas 3 y 4 respectivamente. El entocónido, por su parte, se desplazaba entre el protocono y el paracónulo generando las facetas 9 (anterior) y 8 (posterior). En el M1 mejor preservado de *K. fissuratus* (Fig. 12.84; 1) se evidencian una serie de facetas accesorias que deben corresponder a la interacción de una cúspide accesoria labial inferior del m1 con el protocono (posterior) y el metacónulo (anterior). Sobre la ladera anterior de la StB hay una pequeña faceta circular que debe haber sido dejada por una pequeña cúspide lingual, la cual pudo ser observada en el m1 de otras especies del género (e.g., *K. maximus*). Durante la Fase II el hipocónido habría alcanzado su posición definitiva sobre la cara oclusal del paracónulo generando la faceta 10, mientras que el protocónido se habría dispuesto sobre la cara oclusal del metacónulo formando la faceta 5. Entre ambos se localiza la cúspide accesoria labial inferior, la que origina la faceta accesoria de molienda sobre la cara oclusal del protocono. Esta faceta se une rápidamente con la 5 y, finalmente, ambas coalescen con la 10 en los estadios mas avanzados de desgaste. La disposición invertida de estas facetas de desgaste en la serie superior e inferior es la que permite la interpretación del desplazamiento de las cúspides inferiores sobre los molares superiores. Cabe recordar aquí que estas facetas muestran típicamente su máxima concavidad en la dirección del movimiento y que dicha concavidad es opuesta en ambas series.

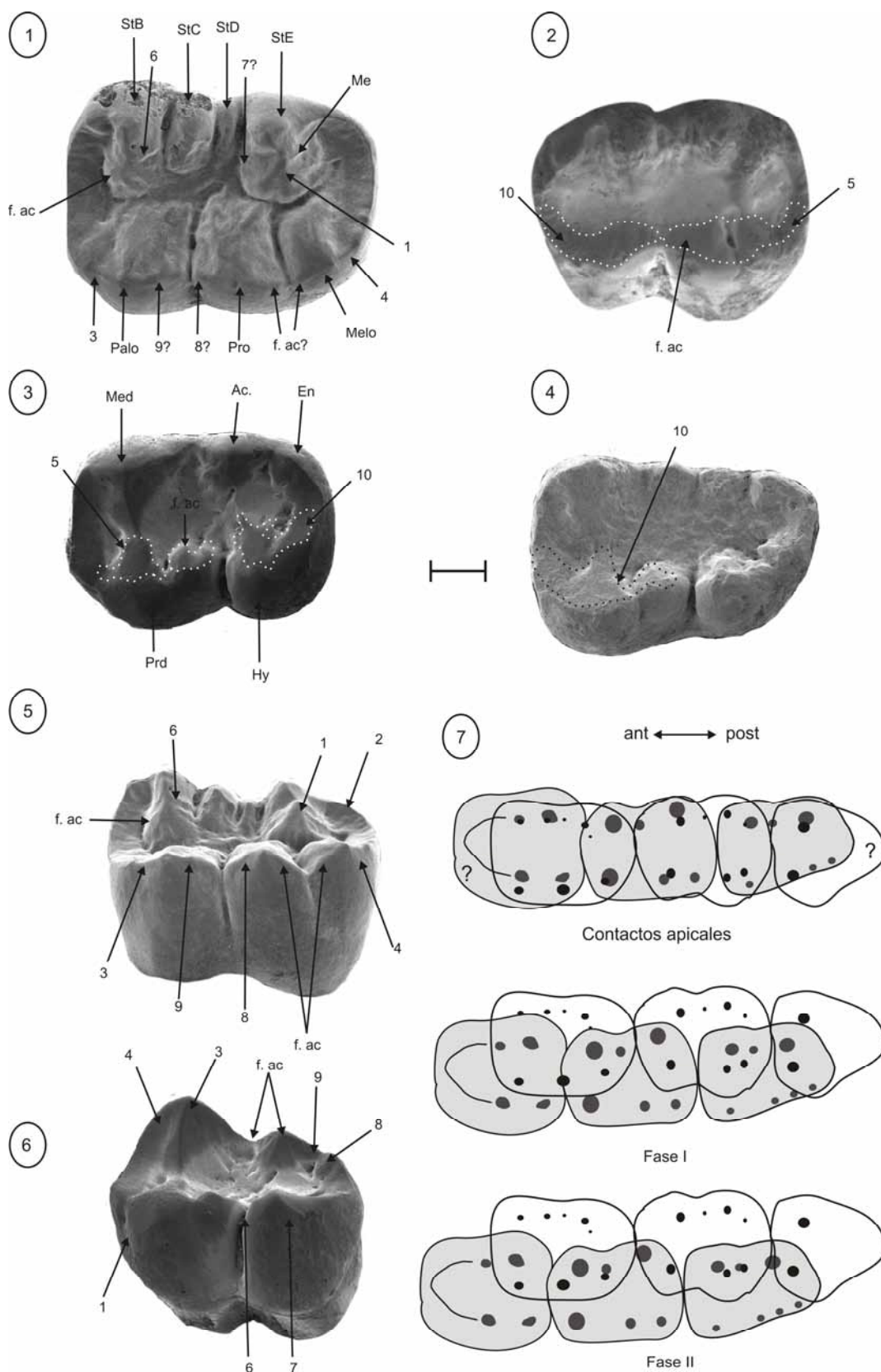


Figura 12.84. *Kramadolops*. 1. Vista oclusal de un M1 derecho (LIEB-Pv 4342) con la nomenclatura cuspidal y facetas de desgaste. 2. Vista oclusal de un M2 izquierdo (LIEB-Pv 4343 imagen especular). 3. Vista oclusal de un m2 derecho (LIEB-Pv 4339). Vista oclusal de un m3 derecho (LIEB-Pv 4340). 5. Vista lingual del espécimen de 1. 6. Vista labial del espécimen de 3. 7. Esquemas probables de oclusión para la dentición molar de *K. fissuratus*. El

*m1 y el M3 son hipotéticos y están basados en los especímenes conocidos para otras especies. El signo de interrogación en las facetas indica que las mismas están asignadas con dudas debido a la variabilidad interespecífica en el número de cúspides accesorias. Escala: 2 mm.*

El análisis cuantitativo del desgaste se llevó cabo en dos especies del género ya que las restantes están representadas por especímenes muy gastados. Tanto *K. fissuratus* como *K. maximus* muestran un predominio de las facetas de molienda por sobre las de corte en la dentición molar (Fig.12.84). A su vez, las facetas linguales dominan el desgaste de corte, superando el 60 %. El desgaste apical es bajo en relación al desgaste total y los valores de los índices B/L y F1/F2 se encuentran por debajo de 1. Comparando con la Tabla 11.6, estos valores se encuentran dentro del rango de los folívoros, granívoros y frugívoros. Los valores de las variables morfométricas indican relieves inferiores a 0.2, talónidos ensanchados con respecto a los trigónidos y longitudes de las crestas cercanas a 1.5 (*K. fissuratus*). Todos estos valores son consistentes también con las dietas antes mencionadas. Las estimaciones de masa corporal resultaron todas superiores al kilogramo, por lo cual la granivoría parece ser poco probable, al menos como dieta principal (ver Tabla 11.8 y Fig. 11.14). Desde el punto de vista del tamaño corporal, si bien son posibles tanto la frugivoría como la folivoría, esta última es más probable teniendo en cuenta los cuartiles inferior y superior de dicha categoría (Tabla 11.8). Es interesante notar que la categoría folivoría/frugivoría tiene la mediana alrededor de los 1600 g, por lo cual una dieta mixta entre ambos elementos es probable también, sobre todo para las especies más cercanas al kilogramo.

		VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							
ESPECIE	SALMA	AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI / TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	MC (g)
<i>K. mayoi</i>	MUS	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	1.82*	1.62*	NA	NA	1.98	NA	1745.93
<i>K. abanicoi</i>	TIN	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	na	1.17*	1.14*	NA	NA	1.34	NA	1797.94
<i>K. fissuratus</i>	TIN	0.08	39.02	60.98	69.74	30.26	0.64	0.43	0.12	1.88	1.92	NA	1.49	1.89	37.5	1317.04
<i>K. hernandezii</i>	BAR	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	1857.72
<i>K. mckennai</i>	TIN	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	1927.94
<i>K. maximus</i>	CAN	0.12	30.21	69.79	73.41	26.59	0.43	0.36	0.08	1.67*	1.73*	NA	NA	1.99	NA	3730.06

Tabla 12.83. Variables de desgaste y morfométricas para las especies de *Kramadolops*. (\*) Medidas aproximadas.

### Género “A” (Itaboraiense-fauna de Paso del Sapo)

Los representantes de este género, aún no reconocidos formalmente (véase Chornogubsky, 2010), incluyen especies de muy pequeño tamaño que poseen como rasgo distintivo un gran número de cúspides en sus molares. En la serie inferior el p3 es más largo que el m1, es más ancho que largo y simétrico en vista oclusal. Sólo se ha preservado para una especie (Gen. “A”, sp. “2”); se trata de un resto fragmentario que sólo permite conocer las dimensiones oclusales del mismo y que el borde posterior era subhorizontal como en otros polidolópidos. El m1 es alargado, con el trigónido simétrico en vista oclusal y pueden apreciarse hasta cinco cúspides labiales y tres linguales en el talónido de tamaño variable. El m2 es subrectangular en vista oclusal y tiene el paracónido pequeño, ubicado por delante y más lingualmente que el protocónido, el cual es mucho más bajo que el metacónido. El hipocónido y el entocónido no están enfrentados sino que el primero está desplazado levemente en



sentido anterior. El m3 es similar al m2 pero más pequeño y algo más ovalado. En número, las cúspides linguales pueden llegar a cuatro y las labiales a tres. Puede haber crenulaciones en el esmalte de los molares que, en general, son más nítidas en los m3. El M1 es el más grande de la serie molar superior y tiene dos hileras de cúspides labiales, las que están bien separadas y no están unidas por la base. Las cúspides estilares están presentes desde la StB a la StE, incluyendo una StC dividida en dos cúspulas de pequeño tamaño. La hilera labial de cúspides accesorias puede llegar a portar hasta seis cúspides de tamaño variable que pueden conectarse mediante débiles crestas. Esta hilera desemboca en la StB, donde confluyen las dos hileras labiales. El paracono está ausente y el metacono está unido a la StE por la base. Las tres cúspides linguales se disponen en tres lóbulos débiles y son de tamaño similar. El M2, más corto que el M1, en la mayoría de las especies posee tres cúspides estilares y un reborde labial que puede portar hasta tres cúspides (en la especie “1” no existe tal reborde y no hay cúspides supernumerarias). En el margen lingual puede haber hasta cuatro cúspides de tamaño similar. El M3 es proporcionalmente pequeño y triangular en vista oclusal, como es común en otros polidolópidos (*Polydolops*, *Amphidolops*). En la esquina anterolingual posee una gran cúspide, probablemente el protocono. Labialmente posee hasta cinco cúspulas débilmente marcadas.

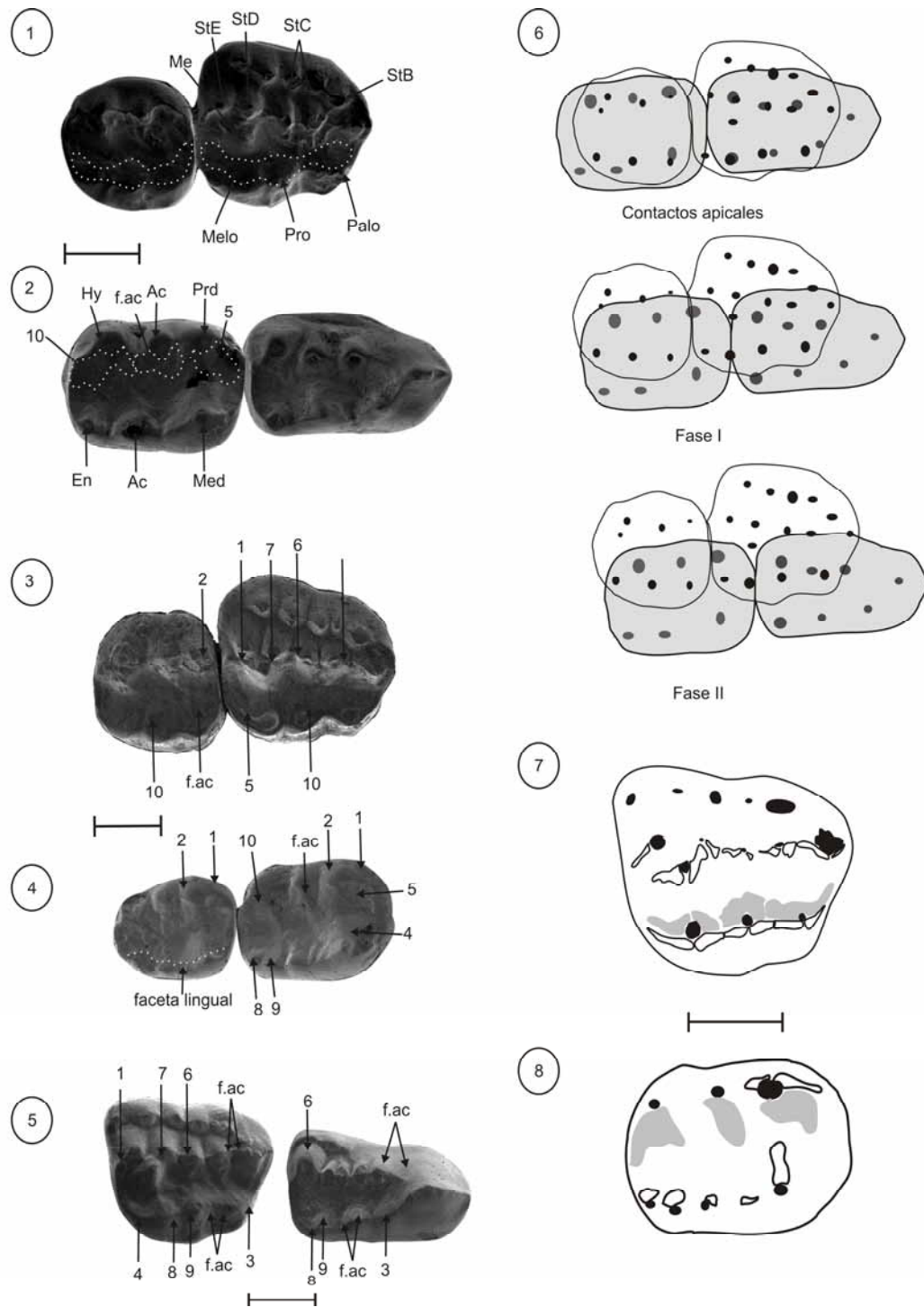


Figura 12.85. Género "A" (Chornogubsky, 2010). 1. Vista oclusal de los M1-2 de la Sp. "1" (LIEB PV 1173). 2. Vista oclusal de los m2-3 de la misma especie (LIEB PV 1169). 3. Vista oclusal de los M1-2 de la Sp. "2" (LIEB PV 1153). 4. Vista oclusal de los m2-3 de la misma especie (LIEB PV 1155). 5. Vista oclusal de los M1/m1 de la Sp. "3" (MLP 90-II-5-730 y MLP 90-II-5-384). 6. Esquemas probables de oclusión. 7-8. Esquemas de desgaste de un M1 y un m2 de la Sp. "2". Escala: 1 mm.

Las relaciones oclusales en las especies de este género respetan el patrón general de los polidolópodos. Los contactos apicales ocurren en el margen bucal entre el hipocónido y la StD y entre el protocónido y la StB (Fig. 12.85). En el margen lingual los principales contactos apicales ocurren entre

el metacónido y el paracónulo; la cúspide accesoria con el protocono y el entocónido con el metacónulo. Con esta disposición de cúspides se observa en todas las especies un contacto apical de todas las cúspides accesorias labiales y linguales a excepción de aquellas que conforman la hilera accesoria de los M1-2, los que no participan de la oclusión. Durante la etapa rítmica debió ocurrir un desplazamiento anterior y oblicuo de la mandíbula para que los molares inferiores se dispusieran de manera tal que pudieran formarse las facetas 5, 10 y la accesoria de molienda (Fig. 12.85). En este desplazamiento anterolingual el hipocónido generaba las facetas de corte 6 y 7 sobre las laderas distal de la StC y la mesial de la StD respectivamente. El protocónido, por su parte, generaba las facetas 1 y 2 sobre las crestas posterior del metacono y la StE y sobre la cresta anterior de la StB, respectivamente. Todas las facetas bucales son de escasa extensión debido a que las cúspides son muy bajas y globosas. Las facetas linguales se generaban durante los estadios previos a la Fase II y ocurren sobre las crestas de las cúspides linguales. Las facetas 3 y 4 eran generadas por el desplazamiento del metacónido en el espacio interdental, de modo que las crestas anterior y posterior del mismo cortaban contra la cresta posterior del metacónulo (faceta 4) y anterior del paracónulo (faceta 3), respectivamente (Fig. 12.85). Las facetas 8 y 9 sobre la cresta posterior del protocono y anterior del metacónulo son generadas por el desplazamiento del entocónido a través del flexo que separa los lóbulos anterior y posterior de los molares superiores. La disposición y forma de estas facetas varía en las distintas especies, de acuerdo con la profundidad del flexo; de este modo en las especies más claramente bilobuladas las facetas se disponen en planos distintos, mientras que en las especies menos lobuladas estas facetas están en un mismo plano lingual. Las facetas accesorias de corte sobre el margen lingual están desarrolladas sobre la cara anterior del protocono y posterior del paracónulo y son generadas por la cúspide accesoria lingual. La extensión y disposición de estas facetas depende de la magnitud de la cúspide accesoria y con la profundidad del flexo anterior en los molares superiores. Finalmente, las facetas de molienda ocurren sobre las caras oclusales del metacónulo (faceta 5), del protocono (faceta 10) y del paracónulo (faceta accesoria). Estas facetas presentan sus correlativas inferiores como formas invertidas con su máxima concavidad en la dirección del movimiento. En tal sentido, la faceta 5 tiene lugar sobre la cara oclusal del protocónido, la 10 sobre el hipocónido y la accesoria sobre la cara oclusal de la cúspide accesoria labial. Estas facetas se unifican rápidamente formando una amplia faceta de molienda continua que se extiende por toda la cara oclusal de los molares superiores e inferiores.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI /TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	
"A". sp "1"	SAPO	0.17	41.67	58.33	82.86	17.14	0.71	0.21	0.05	1.96	2.07	NA	0.91	2.07	22	177.18
"A". sp "2"	SAPO	0.13	30.0	70.0	82.14	17.86	0.43	0.22	0.06	1.87	1.95	NA	0.85	1.99	15	247.78
"A". sp "3"	ITA	0.11	38.22	61.78	80.54	19.46	0.61	0.24	0.04	1.79	1.88	NA	0.78	1.87	17	139.71
"A". sp "4"	ITA	0.09	40.25	59.75	79.84	20.16	0.67	0.25	0.05	1.92	2.01	NA	0.84	1.98	19	123.37
"A". sp "5"	ITA	0.18	33.21	66.79	81.27	18.73	0.49	0.23	0.07	1.68	1.84	NA	0.86	1.78	20	108.71

Tabla 12.84. Variables de desgaste y morfométricas para las especies del Género "A".

Las variables cuantitativas de desgaste muestran un notable predominio de la Fase II por sobre la Fase I. En cuatro de las cinco especies del género las facetas de molienda superan el 80% del desgaste

de la etapa rítmica (Tabla 12.84). Las facetas de corte son más extensas sobre el margen lingual que sobre el bucal, dando lugar a valores del índice B/L inferiores a 1. El índice F1/F2 se encuentra por debajo de 1 y alrededor del valor 0.2 en todas las especies. Los valores de ambos índices de desgaste son consistentes con la frugivoría (ver Tabla 11.6) al igual que lo sugerido por el bajo desgaste apical en todas las especies.

Las variables morfométricas arrojaron valores similares a los de los frugívoros en todos los casos. El relieve es inferior a 0.2 en todas las especies; los talónidos están expandidos con valores de los índices superiores a 1, más específicamente cercanos a 2. El índice de desarrollo relativo de crestas resultó inferior a 1 en todos los casos y los valores de PWA inferiores a 40° en todos los casos.

Las especies del Género “A” muestran todos los rasgos cuantitativos y morfológicos de los frugívoros. El notable predominio de la Fase II es un rasgo común a todos los polidolópodos y está relacionado con la separación de las actividades de corte y molienda entre el complejo sectorial y la batería molar. Un rasgo asociado con el incremento de la Fase II es la expansión de las facetas linguales en relación a las bucales que es común a la mayoría de los grupos herbívoros. Las masas corporales de las especies de este género, aunque pequeñas, se encuentran dentro del rango de variación de la frugivoría (Fig. 11.14). El cuartil inferior para dicha categoría se encuentra en los 37.15 g, un valor que es tres órdenes de magnitud más pequeño que la especie de menor tamaño del género (Tabla 12.84). En tal sentido, aquí se estima que las especies de este género explotaban el nicho de los frugívoros de pequeño tamaño.

#### ***Pseudolops* Ameghino 1902 (Barranquense)**

La única especie reconocida para este género, *P. princeps*, está representada solamente por un p3 aislado. Este diente es de tamaño similar al de *Polydolops thomasi*. La morfología del mismo es distinta a la de los restantes miembros de la familia porque tiene el reborde cortante y redondeado, sin formar un ángulo. Este diente es largo y comprimido lateralmente, con el borde aserrado y muy filoso (Fig. 12.86). Tanto la cresta anterior como la posterior son aserradas, sin embargo las crenulaciones se mantienen más visibles en la anterior. La cresta posterior tiene, además, una faceta de desgaste labial que se extiende desde el ápice hasta el final de la cresta. Dadas las similitudes de tamaño del p3 y su morfología aserrada y cortante con la faceta de desgaste localizada sobre la cresta posterior, aquí se considera que esta especie debió haber explotado un nicho similar al de *P. thomasi*; en consecuencia, aquí se estima una dieta de tipo insectívoro/frugívora. El tamaño corporal no puede calcularse y tampoco puede establecerse una comparación en función del tamaño del p3 –dicho carácter es muy variable y poco correlacionado con la masa corporal.

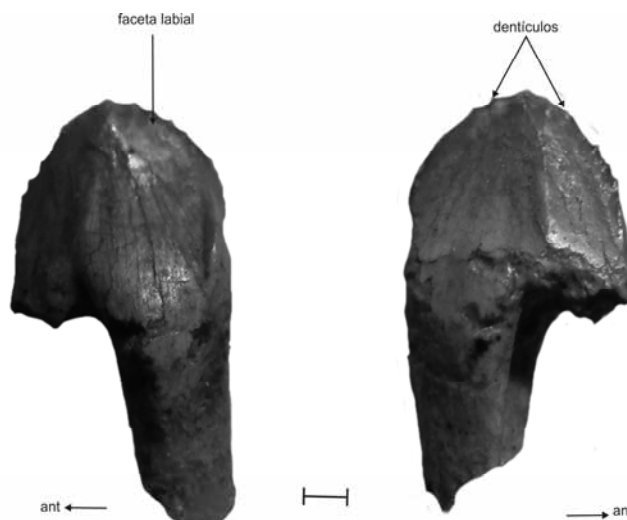


Figura 12.86. *Pseudolops princeps*. Vista labial (izquierda) y lingual (derecha) del holotipo y único espécimen conocido de la especie (MACN A 10332a), mostrando la faceta de desgaste y el aserramiento de las crestas. Escala: 1mm.

***Antarctodolops*** Woodburne y Zinsmeister 1984 (fauna de Paso del Sapo)

Los molares superiores e inferiores de las especies de este género son mucho más largos que anchos y tienen más de cuatro cúspides labiales en el m1. La dentición inferior carece de p2 y tiene el p3 robusto, casi tan ancho como largo y con carenas labiales y linguales bien marcadas. Este diente tiene la cresta anterior con una caída abrupta mientras que la posterior se dispone de modo subhorizontal; el ápice es romo y bajo, dándole al mismo un aspecto redondeado. Ambas crestas presentan denticulos bien distinguibles. Las raíces son desiguales, siendo la posterior más grande que la anterior. Esta última está proyectada mesialmente e implantada más ventralmente en el alvéolo. Los molares tienen el esmalte con crenulaciones notorias.

El m1 es más largo que el p3 y es casi rectangular en vista oclusal. Labialmente exhibe hasta seis cúspides, siendo la posterior (el hipocónido) la de mayor tamaño. Hay dos cúspides subiguales anteriores al hipocónido que están delimitadas por surcos de profundidad variable, uno anterior y otro posterior. Anteriormente a los mismos se ubican tres cúspides pequeñas que decrecen de adelante hacia atrás. Lingualmente, el talónido tiene entre cinco y seis cúspides, siendo la primera la de mayor tamaño. El m2 es más corto que el m1. Labialmente está dividido en tres lóbulos: el anterior posee dos cúspides (el paracónido, pequeño, y el protocónido); el segundo posee una cúspide que puede estar dividida parcial o totalmente. El tercer lóbulo posee una única cúspide. El m3 posee también tres lóbulos, cada uno de los cuales tiene dos cúspides. En el margen lingual se ubica el gran metacónido con una cúspula en su borde posterior y detrás del mismo se observan cuatro cúspides comprimidas bucolingualmente. Labialmente posee tres lóbulos, el primero con dos cúspides (paracónido y protocónido), el segundo con una gran cúspide subdividida y el tercero con dos cúspides bien definidas, siendo mayor la posterior.

En la dentición superior el P2 es mucho más grande que el P3, tiene su raíz anterior proyectada anteriormente, dándole al diente un aspecto elongado. La raíz posterior es muy corta y ancha. El P3 es

claramente más ancho que largo y posee tres cúspulas. La principal está ubicada centralmente. El margen anterior está aserrado y finaliza en una cúspula muy pequeña, casi imperceptible. El margen posterior no está aserrado, es oblicuo y termina en una cúspula más grande. El M1 es más largo que ancho y tiene dos lóbulos linguales de distinto tamaño: el anterior, pequeño con el paracónulo y el posterior con cuatro cúspides, de las cuales la última es la de mayor tamaño (el metacónulo). Anterior a la misma se encuentra el protocono, reducido, y las cúspides restantes son accesorias. En el margen labial el diente posee dos hileras de cúspides. La más lingual incluye anteriormente a la StB. En la posición de la StC hay dos cúspides subiguales. La StD es también de tamaño similar y la StE es de mayor tamaño. Entre la StD y la StE está el metacono, casi alineado transversalmente con la StE. Puede haber cúspides supernumerarias en esta hilera. La segunda hilera, la más labial, posee hasta ocho cúspides de posición irregular. Esta hilera converge en los extremos con las cúspides estilares StB y StE. No se conocen los M2-3 para las especies de este género.

Ambas especies de *Antarctodolops* muestran una separación de las actividades de corte y molienda entre el complejo sectorial y la batería molar.

Corte-rotura: el complejo sectorial está formado por los P2-3 y el p3 + el trigónido del m1. En el complejo superior, el P2 es más grande que el P3 (Fig. 12.87; 1) y ambos son dientes robustos y romboidales en vista oclusal. El p3 es un diente también robusto, como lo demuestra el valor de PS que es 0.85 para *A. dailyi* y 0.89 para *A. mesetaense*. Aunque las crestas de los premolares inferiores son crenuladas, con dentículos bien distinguibles, las mismas no son agudas sino que presentan un borde más bien redondeado. Los premolares inferiores exhiben una faceta de desgaste labial que se continúa con la faceta labial del trigónido del m1. Este desgaste debe ser el producto del rozamiento con la cresta posterior del P3. Debido al desgaste de los premolares inferiores no se ha localizado la faceta de desgaste sobre la cresta anterior del p3, la que debe haber ocluido con la cresta posterior del P2 y anterior del P3 de modo similar a como ocurre en *Polydolops* (Fig. 12.87). La robustez del complejo sectorial de *Antarctodolops* sugiere que el mismo estaba adaptado al procesamiento de elementos duros y quebradizos.

Molienda: las relaciones oclusales de *Antarctodolops* se encuadran dentro del patrón general de los polidolopidae. Durante el estadio inicial de la masticación, los contactos apicales debieron haber sido los siguientes: en el margen labial el hipocónido contactaba con la StD y el protocónido lo hacía con la StB; en el margen lingual, el metacónido contactaba con el paracónulo distal y el entocónido con el metacónulo. Con estas cúspides principales en contacto, las cúspides accesorias labiales del molar inferior se disponían en contacto con la StC que estaba dividida en el M1 en dos cúspides subiguales (Fig. 12.87). Durante la etapa rítmica, los molares inferiores se desplazaban anterior y oblicuamente hasta culminar en la posición de oclusión céntrica. Esta

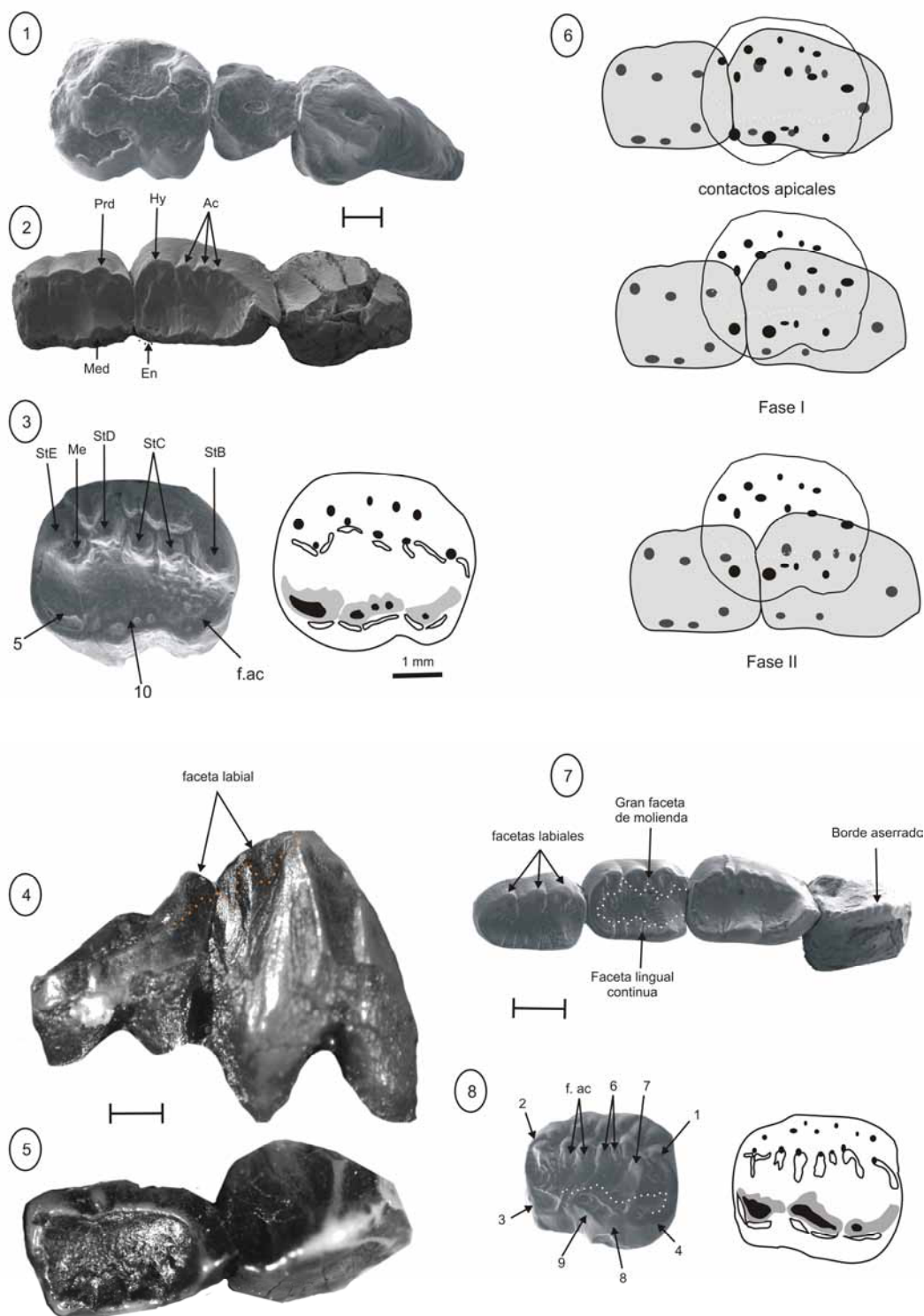


Figura 12.87. *Antarctodolops*. 1. *A. dailyi*, vista oclusal de los P2-M1 derechos (MLP 87-II-1-1); 2. vista oclusal de los p3-m2 (UCR 20910); 3. vista oclusal de un M1 derecho aislado (MLP 88-I-1-4) y su esquema de facetas de desgaste; 4-5. vistas labial y oclusal de los p3-m1 derechos (UCR 20911); 6. esquemas probables de oclusión durante los estadios masticatorios; 7. *A. mesetaense*, vista oclusal de los p3-m3 derechos (MLP 96-I-5-12); 8. vista oclusal de un M1 izquierdo aislado (MLP 95-I-10-4) y su esquema de facetas. Escala 2 mm.

posición encontraba al hipocónido sobre la cara oclusal del protocono, al protocónido sobre la cara oclusal del metacónulo y a las cúspides accesorias labiales sobre la cara oclusal del paracónulo. En ese momento se formaban las facetas de molienda 5, 10 y la accesorio, sobre el metacónulo/protocónido, el protocono/hipocónido y la/s cúspide/s accesorias/paracónulo, respectivamente. Las facetas de corte bucales se disponían sobre la caras posterior y anterior del metacono (1 y 7), sobre las caras anterior de la StB y posterior de la cúspula StC distal (2 y 6) y sobre la cara lingual de la cúspula StC mesial (faceta accesorio). En *A. mesetaense* hay dos cúspulas accesorias adicionales y las cúspulas que conforman la StC están muy juntas y portan la faceta 6, dividida en cada una de ellas (Fig. 12.87). Las facetas linguales, que son más extensas que las labiales, se disponen de manera continua sobre la cara lingual de los dientes superiores e inferiores. Se pueden individualizar las facetas 3 y 4 sobre las caras anterior del paracónulo y posterior del metacónulo respectivamente, y las facetas 8 y 9 sobre las caras anterior y posterior del protocono. En los molares inferiores estas facetas linguales se disponen sobre las caras anterior y posterior del metacónido (3 y 4) y sobre la anterior y posterior del entocónido (8 y 9). Estas últimas facetas están casi en el mismo plano dado que el entocónido está comprimido lateralmente.

		VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							
ESPECIE	SALMA	AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI /TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	MC (g)
<i>A. dailyi</i>	SAPO	0.11	38.37	61.63	74.69	36.03	0.62	0.48	0.08	1.66	1.83	NA	0.98	1.74	14	706.66
<i>A. mesetaense</i>	SAPO	0.14	36.45	63.55	71.61	25.28	0.57	0.35	0.06	2.63	2.77	NA	0.89	2.66	12	815.57

Tabla 12.85. Variables de desgaste y morfométricas para las especies de *Antarctodolops*.

Las variables cuantitativas de desgaste muestran un predominio de la Fase II por sobre la Fase I. En las dos especies del género el porcentaje de facetas de molienda supera el 70 % (Tabla 12.85). Las facetas de corte son más extensas en el margen lingual que en el labial. Tanto el desgaste de molienda como el de corte lingual resultan en valores de los índices B/L y F1/F2 inferiores a 1. El desgaste apical es bajo en relación al desgaste total. Los valores de las variables morfométricas resultan en valores bajos de relieves y de PWA, menores a 0.32 y 40 ° respectivamente. Los índices de compresión del talónido resultaron en valores notablemente altos y los de LC/LT en valores bajos menores a 1.

Todos los índices de desgaste y morfométricos son consistentes con hábitos frugívoros; sin embargo, la presencia de un complejo sectorial tan robusto sugiere el procesamiento de alimentos duros y quebradizos. Adicionalmente, las fuertes crenulaciones en el esmalte son indicativas de la masticación de materiales fibrosos y con resistencias elevadas en relación a las frutas (e.g. hojas de dicotiledóneas). La masa corporal estimada para ambas especies se encuentra por encima de los 700 g (Tabla 12.85), un valor en el que tanto los frutos como las hojas son potenciales elementos nutritivos (Tabla 11.8). Sobre esta base aquí se estima una dieta mixta para las especies de *Antarctodolops*, dieta basada principalmente en frutos blandos (como lo sugieren los índices morfométricos y de desgaste) y complementada con hojas e insectos duros.



***Amphidolops* Ameghino 1902 (Zona de *Carodnia*-Barranquense)**

Las especies de este género se caracterizan por poseer numerosas cúspulas y fuertes crenulaciones del esmalte en sus molares superiores e inferiores. Tienen dos hileras de cúspides labiales en el M1, que se encuentran emplazadas a la misma altura en la corona y están superpuestas en grado variable. El m1 es muy largo en relación a otros géneros y tiene las caras laterales de altura similar. Toda la superficie oclusal del diente presenta crenulaciones en el esmalte, orientadas multidireccionalmente. Sin embargo, las crenulaciones transversales al eje dentario son más perdurables que el resto. Se aprecian hasta seis pequeñas cúspides linguales y labiales, estas últimas más pequeñas aún. Las anteriores son subiguales en tamaño; el hipocónido es algo mayor y está alineado con el entocónido. El m2 es cuadrangular en vista oclusal y posee la superficie completamente surcada por crenulaciones. Sus cúspides están poco diferenciadas. Lingualmente tiene hasta seis cúspides, todas ellas están surcadas por crenulaciones. El metacónido no es mucho más alto que las restantes cúspides. Labialmente se observan hasta cinco cúspides: el paracónido, el protocono, las cúspides accesorias y el hipocónido. El hipocónido y el entocónido están alineados y el margen posterior del diente está completamente crenulado. El M1 es labiolingualmente ancho y anteroposteriormente corto. Presenta una hilera de cinco cúspides labiales: la StB (con el paracono completamente fusionado a ella), dos o tres cúspides en la posición de la StC, la StD y la StE. Entre las dos últimas se encuentra el metacono, parcialmente fusionado con la pendiente anterolingual de la StE. La segunda hilera labial, la más externa, puede tener hasta cinco o seis cúspides. Lingualmente el molar presenta dos lóbulos: el anterior de menor tamaño y con una gran cúspide (el paracónulo), y el posterior, con dos cúspides mayores (el protocono y el metacónulo) y un número indeterminado de muy pequeñas cúspulas accesorias. Hay fuertes crenulaciones en el esmalte de este diente. El M2 es más angosto y corto que el M1 y tiene marcadas crenulaciones en el esmalte. Lingualmente posee las tres cúspides usuales, poco marcadas y surcadas por arrugas del esmalte. Labialmente posee cinco cúspulas que forman un borde crenulado. La StB y la StD, más el metacono son las de mayor tamaño, las otras tres son apenas distinguibles. El M3 posee un contorno subtriangular cuyos vértices se corresponden con las tres cúspulas reconocibles del diente. Los márgenes del diente son crenulados.

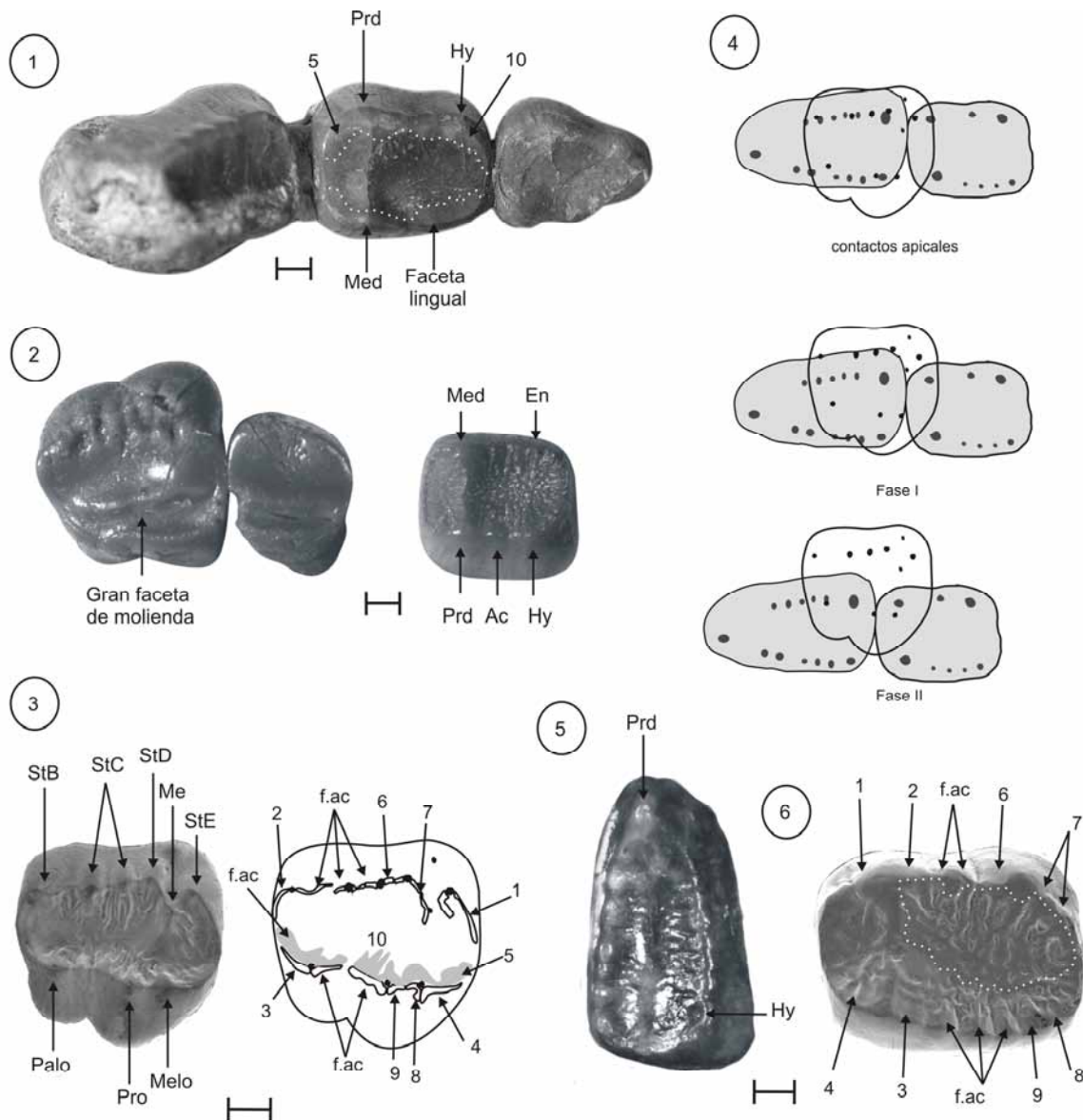


Figura 12.88. 1-2. *Amphidolops serrula*. 1. vista oclusal de los m1-3 (MACN 10339). 2. Vista oclusal de los M1-2 izquierdos (AMNH 28929) izquierda y de un m2 izquierdo aislado (MACN A 10357) derecha. 3. *Amphidolops* sp. "1", vista oclusal de un M1 derecho aislado (LIEB-Pv 1170). 4. Esquemas probables de oclusión basados en los molares superiores e inferiores de las especies "1" y "2". 5. *Amphidolops* sp. "2". Vista oclusal de un m1 derecho aislado (LIEB PV 1183). 6. Vista oclusal de un m2 derecho aislado (LIEB-Pv 1187).

Las relaciones oclusales de los molares en *Amphidolops* están dentro del patrón general de la familia. Los contactos apicales durante los estadios iniciales de la masticación están determinados por los siguientes pares de cúspides: sobre el margen labial, hipocónido / StD, protocónido / StB; sobre el margen lingual, metacónido / paracónulo y entocónido / metacónulo. Con esta disposición de las cúspides principales las restantes cúspides accesorias deben ocluir unas con otras en función del número y disposición de las mismas en cada especie (Fig. 12.88). Los movimientos de los molares inferiores

durante la etapa rítmica debieron haber sido en sentido anterolingual, para que el hipocónido se desplazara hasta apoyarse sobre la cara oclusal del protocono. Aunque la presencia de crenulaciones sobre el esmalte de las cuencas dificulta la apreciación de la forma de las facetas de molienda, el contorno general sugiere que las mismas tienen forma de medialuna, inversa en las series superior e inferior. En los estadios avanzados de desgaste estas medialunas se hacían coalescentes; se observa una gran faceta de molienda continua que acompaña la morfología lobulada de los molares superiores (Fig. 12.88; 2). La faceta 5, sobre el lóbulo anterior, es independiente de la 10 y la accesoria que se disponen en el lóbulo posterior y se unifican rápidamente en una sola faceta mayor. Las facetas de corte tienen lugar sobre los márgenes labiales y linguales y son equivalentes en extensión. Las bucales más importantes se desarrollan sobre las caras linguales de las StD + metacono (faceta 7) y la StC (faceta 6). Sobre la cresta curva que desciende anteriormente de la StB se ubica la faceta 2 y sobre la cresta posterior de la StE la faceta 1. Las facetas linguales se disponen sobre la cresta anterior del paracónulo (faceta 3) y sobre la posterior del metacónulo (4). Las facetas 8 y 9 son pequeñas y se localizan sobre el metacónulo anterior y el protocono posterior respectivamente (Fig. 12.88, 3 y 6). Las facetas que se disponen en el flexo que separa los dos lóbulos son accesorias y debidas a la interacción con las cúspides accesorias linguales del molar inferior (Fig. 12.88, 6).

Las variables de desgaste indican un predominio de la Fase II por sobre la Fase I (Tabla 12.86). Las facetas de corte están relativamente equilibradas entre el margen lingual y el bucal con valores del índice B/L cercanos a 1. Los valores del índice F1/F2 son menores a 1 en todas las especies. El desgaste apical es bajo en relación al desgaste total de la dentición molar. Las variables morfométricas muestran relieves inferiores a 0.2 y ángulos de la pared distal del trigónido inferiores a 40° y muy bajos (Tabla 12.86). Los talónidos están expandidos tanto en longitud como en área y los índices resultaron superiores a 1 en todas las especies. La longitud relativa de las crestas es moderada con valores inferiores a 1.5 pero superiores a 1.

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI /TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	
<i>A. serrula</i>	BAR	0.02	52.95	47.05	55.93	44.07	1.13	0.79	0.04	1.94	2.43	NA	1.48	2.36	10	690.74
<i>A. sp 1</i>	SAPO	0.00	42.00	58.00	54.22	42.10	0.72	0.78	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
<i>A. sp 2</i>	SAPO	0.09	46.88	53.13	71.17	28.83	0.88	0.41	0.01	1.62	1.48	NA	1.38	1.73	8	667.87

Tabla 12.86. Variables de desgaste y morfométricas para las especies de *Amphidolops*.

Tanto las variables de desgaste como las morfométricas son consistentes con una dieta basada mayoritariamente en frutos blandos (Tabla 11.6). La presencia de crenulaciones en el esmalte de las cuencas sugiere el procesamiento de materiales fibrosos como hojas o quizá el pericarpio resistente de algunas bayas. Las masas corporales estimadas para las especies del género son superiores a los 600 g, por lo cual una dieta frugívora es altamente probable si se tiene en cuenta que el valor del cuartil inferior para los frugívoros se halla en los 37.15 g (Tabla 11.8).

***Pliodolops* Ameghino 1902 (Itaboraiense-Barranquense)**

El p3 de las especies de este género es, en general, de contorno cuadrangular y de borde aserrado. Posee una carena lingual y otra labial y es apenas más grande que el m1 en largo y ancho. Las crestas anterior y posterior descienden verticalmente desde el ápice que es de posición medial en el diente. El m1 tiene una longitud similar a la del p3 y es más largo que ancho. La cresta posterior del trigónido puede tener crenulaciones. El trigónido está separado del talónido por un surco. Sobre el margen lingual hay entre tres y cuatro cúspides, con la primera de mayor tamaño; todas estas cúspides están unidas por la base. En el margen labial existen cuatro cúspides, siendo el hipocónido la de mayor tamaño y que, además, está delimitada por un surco anterior. El hipocónido está alineado con el entocónido. El m2 es de tamaño similar al m1 y tiene cuatro cúspides labiales y hasta cinco cúspides linguales unidas por su base con el metacónido, el cual es de mayor tamaño. En el margen labial el hipocónido está separado de las restantes cúspides por un surco. El m3 es más largo que ancho, con hasta cuatro cúspides labiales y cuatro o cinco linguales, todas formando un reborde crenulado. El M1 es grande y cuadrangular, con el margen posterior bastante más ancho que el anterior y la pared posterior recta. Este diente tiene cuatro o más cúspides linguales dispuestas en una línea recta o en lóbulos según la especie. En el margen labial se observan dos hileras de cúspides unidas anteriormente por la StB. La hilera estilar incluye las cúspides estilares StB a StE, con la StC dividida en dos cúspides subiguales. Entre la StD y la StE se ubica un metacono, algo más alto que en los M1 de los otros grupos. La segunda hilera labial está bien separada de la estilar y puede llegar a tener hasta seis cúspides. El M2 es cuadrangular, con tres cúspides sobre el margen lingual. La hilera estilar tiene la StB más grande que el resto y la StC no está dividida. En *P. unicus* el M2 tiene hipertrofiada la StD, la que se fusiona con el metacono y forma una estructura enorme que ocupa gran parte de la cara oclusal del diente; concomitantemente se aprecia una reducción de las restantes cúspides estilares y accesorias (Fig. 12.89). El metacónulo se encuentra entre las cúspides estilares StD y StE y es de proporciones notables. El M3 es un diente reducido y simple en relación a los anteriores. Su morfología es variable entre las distintas especies pero es de aspecto general subtriangular.

Las especies de *Pliodolops* muestran una separación espacial de las actividades de corte-rotura del alimento con respecto a las de molienda.

Corte-rotura: el complejo sectorial es conocido parcialmente para distintas especies del género. Este complejo estaría formado por los P2-3 y el p3 + trigónido del m1. Aunque el P2 es desconocido, su presencia funcional se infiere a partir de las facetas labiales de desgaste sobre la cara anterior del p3. Este último diente muestra facetas labiales tanto anteriores como posteriores, pudiendo correlacionarse estas últimas con la faceta anterior del P3 (Fig. 12.89; 2 y 8). El trigónido del m1 porta una faceta labial que se corresponde la faceta posterior de desgaste del P3, de modo tal que la oclusión en la región premolar ocurría con el ápice del p3 ubicado en el contacto de los P2-3 y el trigónido del m1 ubicado en la cresta posterior del P3. Los valores de PS resultaron inferiores a 1 con pero superiores a 0.5. El valor de PS para *P. serra* es 0.7, para *P. rothi* 0.79 y para *P. winecage* 0.74.

Las relaciones oclusales en la dentición molar muestran los contactos apicales típicos de la familia, con el hipocónido contactando a la StD y el protocónido a la StB en el margen labial. En el margen lingual el metacónido se apoya sobre el paracónulo y el entocónido sobre el metacónulo. En la Figura 12.89 se ha graficado la oclusión en *P. unicus*, que tiene una morfología muy atípica de su M2 con la StD hipertrofiada y muy robusta. Esta cúspide contacta inicialmente con el hipocónido del m2 pero en su porción distal, de modo que la faceta de contacto apical en la StD se encuentra desplazada hacia la ladera anterior. Esta cúspide exhibe, además, una faceta netamente apical que corresponde a la interacción entre el ápice de esta enorme cúspide y la base posterolabial del m2, la que está ensanchada. Esta gran cúspide estilar debió haber funcionado de manera similar al del complejo sectorial, generando estres de corte en la ladera anterior que corta con la posthipocrístida del m2 y generando estrés de compresión sobre la plataforma posterolabial del m2 por detrás del hipocónido. El número de cúspides accesorias es variable entre las distintas especies, por lo que la cantidad y disposición de los contactos apicales es también variable aunque siempre dentro de los límites topográficos impuestos por las principales cúspides. Durante la etapa rítmica, los movimientos requeridos para generar las facteas de molienda 5, 10 y la accesorio (Fig. 12.89) deben haber sido en sentido anterolingual, como en las restantes especies de la familia. Todas las facetas labiales están presentes, a las que se adicionan un número variable de facetas accesorias de acuerdo con el número de cúspides accesorias de los molares inferiores. La faceta 1 es siempre visible sobre la cresta anterior de la StB y la 2 sobre la cresta posterior de la StE (a excepción del M2 de *P. unicus* donde se ubica sobre la StD distal). La faceta 6 se ubica sobre la cara posterior de la StC y la 7 sobre la ladera anterior de la StD. Del mismo modo, las facetas linguales están todas presentes sobre el paracónulo anterior (3), el metacónulo posterior (4), el metacónulo anterior (8) y el protocono posterior (9).

ESPECIE	SALMA	VARIABLES DE DESGASTE							ÍNDICES MORFOMÉTRICOS							MC (g)
		AD/AF	%B	%L	%F2	%F1	B/L	F1/F2	RTRI /TAL	ATAL /TRI	LTAL /TRI	LPM /LPP	LC /LT	RGA	PWA	
<i>P. kamektsen</i>	ITA	0.08	56.23	43.77	62.14	37.86	1.28	0.6	0.1	1.8	1.95	NA	1.06	1.75	13	188.04
<i>P. winecage</i>	RIO	0.10	51.25	48.75	64.71	35.29	1.05	0.55	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
<i>P. serra</i>	VAQ	0.08	42.07	57.93	56.78	43.22	0.73	0.76	0.04	1.94	1.87	NA	1.11	2.11	12	256.54
<i>P. serra</i>	BAR	0.04	42.65	57.35	58.90	40.79	0.74	0.69	0.05	1.78	1.69	NA	1.01	1.93	14	388.87
<i>P. rothi</i>	RIO	0.03	55.26	44.74	60.30	39.70	1.24	0.66	0.08	1.54	1.54	NA	1.03	1.75	18	311.93
<i>P. rothi</i>	VAQ	0.07	59.55	40.45	67.61	32.39	1.47	0.48	0.02	2.01	1.95	NA	1.07	2.05	15	265.21
<i>P. rothi</i>	SAPO	0.08	58.24	41.76	75.36	24.64	1.39	0.33	0.07	2.33	2.08	NA	1.31	2.2	13	293.16
<i>P. unicus</i>	SAPO	0.05	43.67	56.33	69.84	30.16	0.78	0.44	0.06	1.84	2.00	NA	1.58	2.27	12	392.07

Tabla 12.87. Variables de desgaste y morfométricas para las especies de *Pliodolops*.

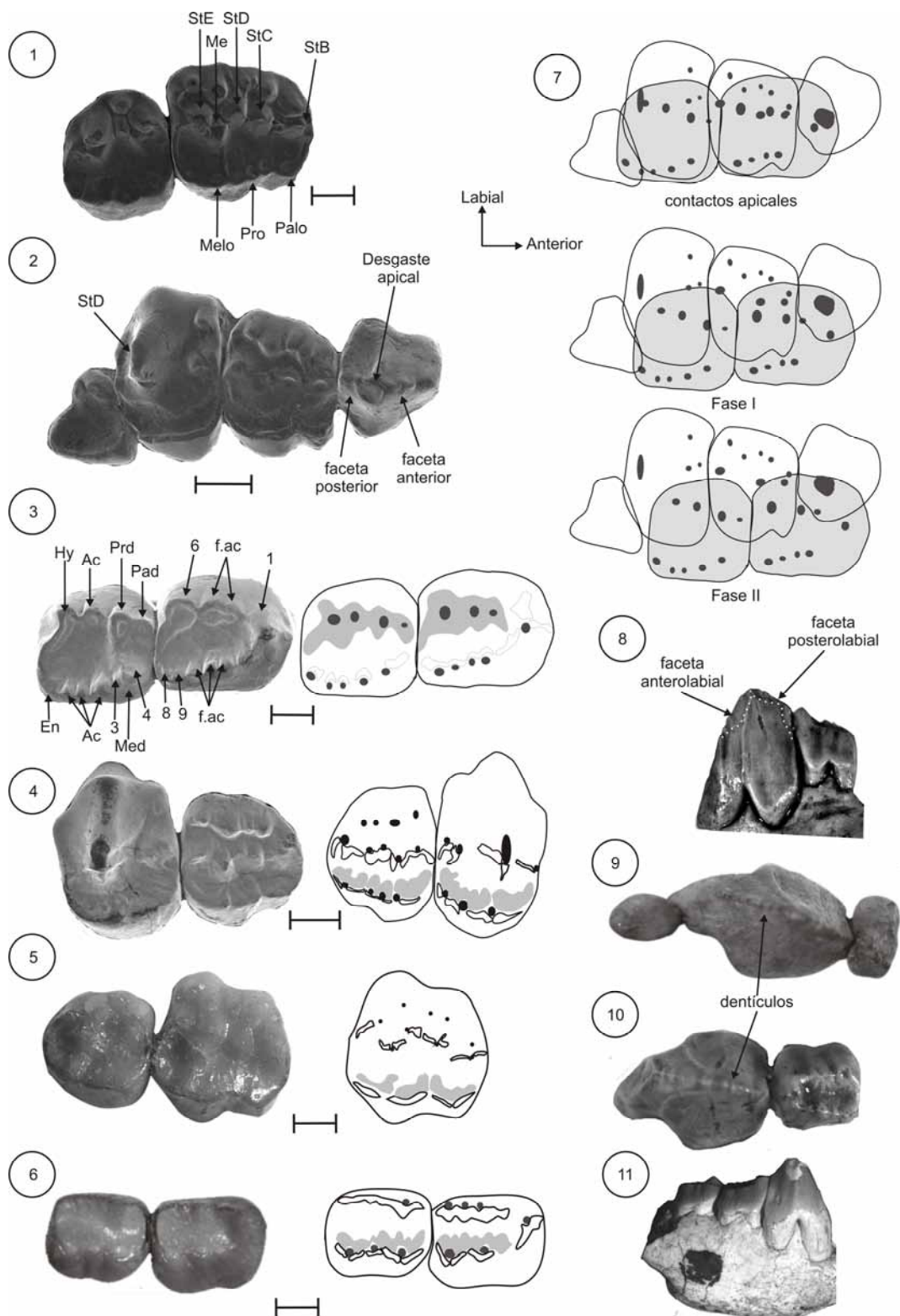


Figura 12.89. *Pliodolops*. 1. *P. rothi*; vista oclusal de los M1-2 izquierdos (LIEB-Pv 1191). 2. *P. unicus*; vista oclusal de los P3-M3 (LIEB-Pv 1252). 3. Vista oclusal de los m1-2 (LIEB-Pv 1267). 4. Vista oclusal de los M1-2 (LIEB-PV 1240). 5. *P. serra*; vista oclusal de los M1-2 (MACN A 10353). 6. Vista oclusal de los m1-2 (MACN A 10361). 7. Esquemas probables de oclusión basados en la dentición de *P. unicus*. 8. Vista labial de los p3-m1 de *P. winecage* (AMNH 27893). 9. Vista oclusal de los p2-3 de *P. serra* (MACN A 10341). 10. Vista oclusal de los p3-m1 de *P. winecage*. 11. Vista labial de los p3-m2 de *P. rothi* (MLP 11-122). Escala: 1 mm.

Las variables de desgaste arrojaron, en todas las especies, valores superiores de las facetas de molienda con respecto a las de corte, con valores del índice F1/F2 inferiores a 1 (Tabla 12.87). La extensión relativa de las facetas linguales de corte con respecto a las bucales resultó variable en las distintas especies y, como consecuencia, el índice B/L muestra valores en algunos casos superiores a 1 (*P. rothi*, *P. kamektsen* y *P. winecage*) y en otros inferiores (*P. serra* y *P. unicus*). El desgaste apical es bajo en todas las especies. Las variables de desgaste y morfométricas resultaron en todas las especies en relieves bajos, inferiores a 0.2 y ángulos también bajos de la pared distal del trigónido (Tabla 12.87). Los talónidos están expandidos en longitud y área con valores de los índices de compresión superiores a 1. La longitud relativa de las crestas es ligeramente superior a la longitud del diente en casi todas las especies.

Tanto las variables de desgaste como las morfológicas son consistentes con dietas primordialmente frugívoras. La presencia del complejo sectorial y, en el caso de *P. unicus*, la enorme StD hipertrofiada en el M2, sugieren que otros materiales más duros y quebradizos que las frutas pueden haber sido eficientemente procesados por las especies de *Pliodolops*. En este sentido, el consumo de insectos probablemente duros, dados los valores de los índices morfométricos, pueden haber representado un elemento importante en la dieta de estas especies. Las masas corporales son consistentes tanto con la frugivoría estricta como con la insectivoría/frugivoría (Tabla 11.8).

## CAPÍTULO 13- TAMAÑO CORPORAL

### RANGOS DE TAMAÑO EN FUNCIÓN DEL TIEMPO

La amplitud del rango de tamaños (barras ascendente y descendente en la Fig. 13.1a) es una medida de la variedad de nichos ecológicos ocupados por un agrupamiento taxonómico. La evolución de la mediana (representada por el signo +) es indicativa de cuáles son los tamaños más abundantes en una asociación faunística. Los Metatheria del Paleógeno exhiben el siguiente comportamiento de ambos parámetros descriptivos:

**Medianas:** las medianas de masa corporal se mantuvieron entre las unidades 2 (100 g) y 3 (1000 g) de logaritmo decimal durante casi todo el Paleógeno. La edad Deseadense marca la ruptura de este umbral con una mediana por encima de la unidad 4 (10 kg). Este incremento en el valor de la mediana ocurre de manera conjunta con un amplio rango de tamaños ocupados (Fig. 13.1a).

**Rangos:** el valor de la mediana para los rangos de tamaño ocupados durante el Paleógeno es 2.73 unidades de logaritmo decimal. En cuatro intervalos el rango de masas corporales se ubicó por debajo de este valor medio. Las edades Tiupampense, Riochiquense, la fauna de Paso del Sapo y la Subedad Vaquense (Fig. 13.1b) constituyen los intervalos en los que los metaterios se ubicaron en los rangos más estrechos de tamaños corporales. La edad Itaboraiense registra una gran amplitud de rangos de masa corporal, sólo superada por la edad Deseadense (Fig. 13.1b). A partir de la Subedad Barranquense, los rangos de masa corporal se ubican por encima del valor medio.

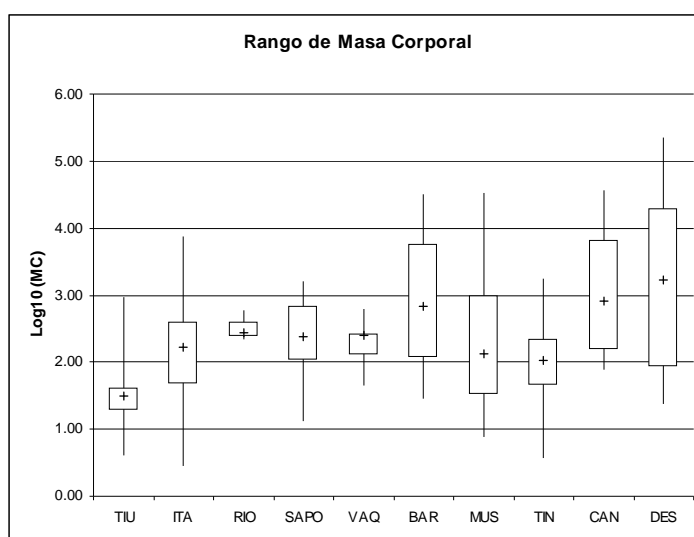


Figura 13.1a. Rangos de masa corporal ocupados por los metaterios durante el paleógeno de América del Sur. Las barras ascendente y descendente corresponden a los valores máximos y mínimos de log (MC) registrado para cada intervalo. El signo + corresponde a la mediana y las cajas delimitan el primer y tercer cuartil. Tanto para esta como para las siguientes figuras, “SAPO” y “CAN” no aluden a edades-mamífero de la secuencia paleógena sino a asociaciones faunísticas cuyo control cronológico las ubica entre edades sucesivas. “SAPO” incluye las faunas de Paso del Sapo y de la Fm. La Meseta; “CAN” se refiere a la asociación faunística de La Cantería.



“VAQ” y “BAR” aluden a las subedades Vaquense y Barranquense, respectivamente, de la Edad-mamífero Casamayoreense. Las restantes referencias son las siguientes: TIU: Tiupampense; ITA, Itaboraiense; RIO, Riochiquense; MUS, Mustersense; TIN, Tinguiririquense; DES, Deseadense.

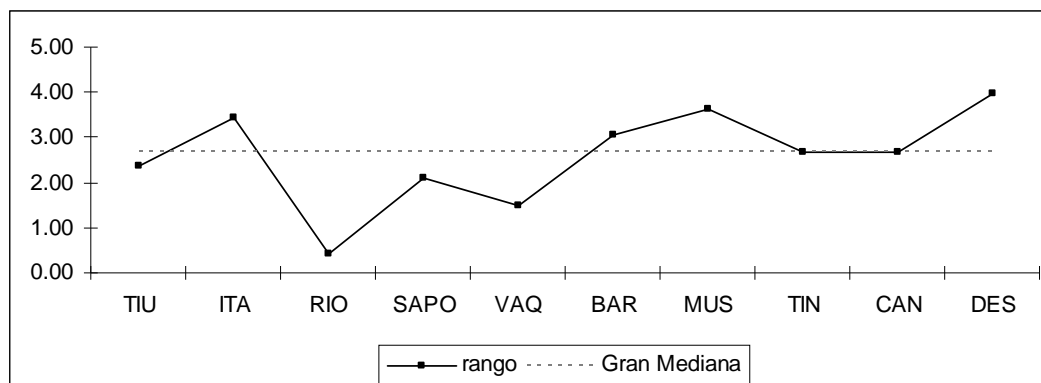


Figura 13.1 b. Evolución de los rangos de tamaño a través del Paleógeno. La Gran Mediana es igual a 2.73 y es el valor de la mediana de los rangos para todo el Paleógeno.

#### EVOLUCIÓN DEL TAMAÑO POR AGRUPAMIENTO TAXONÓMICO.

El conjunto de linajes basales incluidos en los “Ameridelphia” muestra, para la edad Tiupampense, una escasa amplitud de tamaños corporales (Figura 13.2). La mediana toma un valor muy pequeño, inferior a los 100 g ( $< 2$  [log10]). En las asociaciones subsiguientes, los rangos de tamaño se amplían y la mediana se mantiene en valores superiores a los 100 g, a excepción de la SALMA Mustersense. La mayor amplitud de tamaños se corresponde con la mayor diversidad de especies ocurrida en las asociaciones de la SALMA Itaboraiense y las de Paso del Sapo.

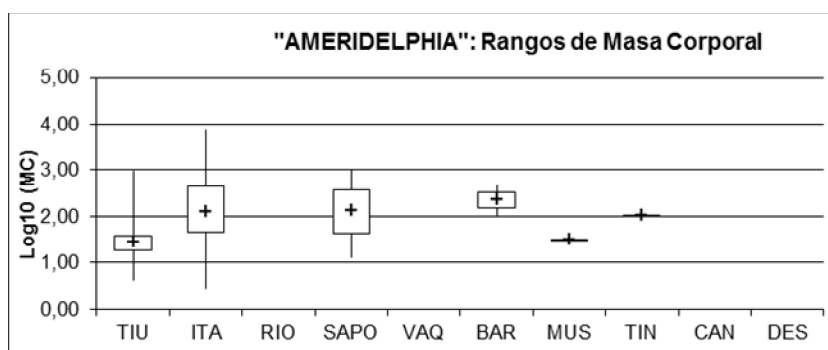
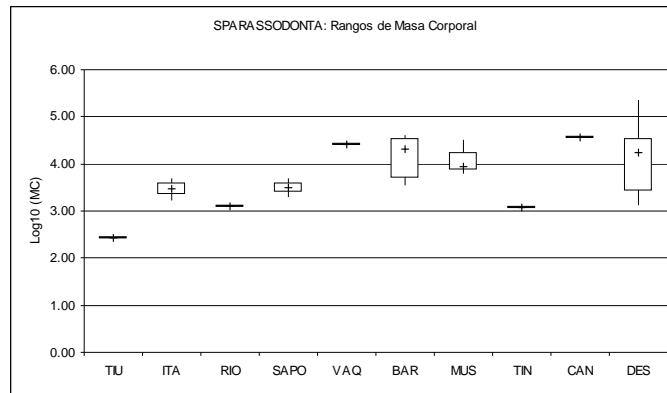


Figura 13.2. Evolución del tamaño corporal en los “Ameridelphia”.

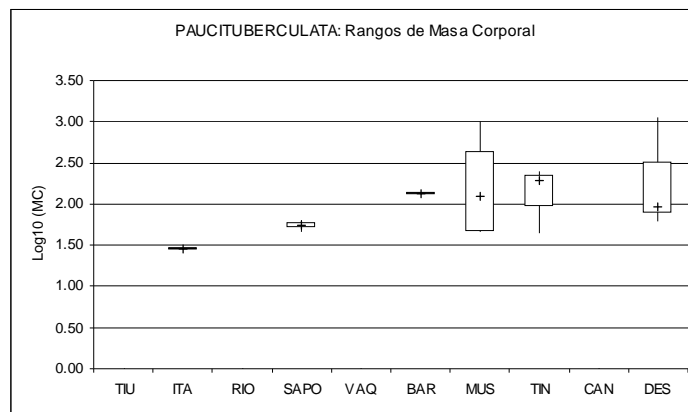
Los Sparassodonta se caracterizan por ocupar nichos de tamaños superiores al kilogramo de masa corporal (Fig. 13.3) con la única excepción del taxón *incertae sedis Allqokirus* que resultó con una masa corporal estimada de 275 g. A partir de la subedad Vaquense, se produce un incremento en la amplitud de los rangos de tamaño ocupados y las medianas se acomodan alrededor del umbral de los 10 kg (excepto en la edad Tinguiriquense). En el Deseadense se registra la mayor amplitud de rangos de

tamaños para todo el Paleógeno y también la mayor dispersión debida a la presencia de taxones con masas corporales superiores a los 200 kg (*Proborhyaena gigantea*).



13.3. Evolución del tamaño corporal en los Sparassodonta

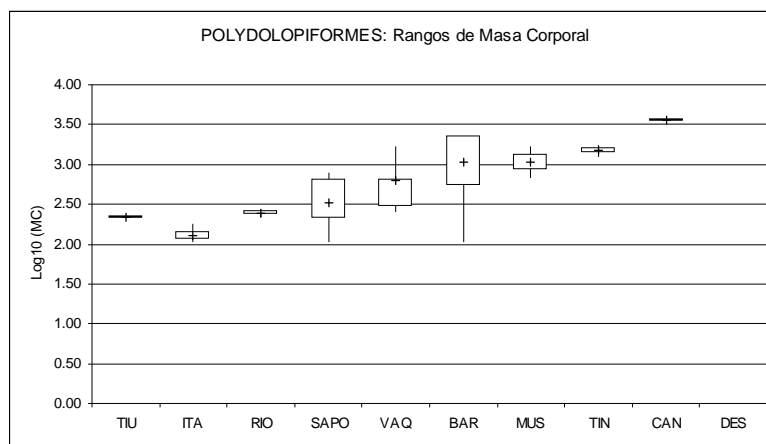
Los representantes del orden Paucituberculata muestran una tendencia general hacia el incremento de los tamaños medios y de los rangos ocupados (Figura 13.4). Los primeros registros corresponden a especies menores a 100 g de masa corporal. Hacia la edad Mustersense la mediana supera el umbral de los 100 g y se mantiene en esos valores por lo que resta del Paleógeno. Los paucituberculados de la primera mitad del Paleógeno están restringidos a los tamaños pequeños menores a 100 g. Durante la segunda mitad del Paleógeno logran superar el umbral de los 100 g e, incluso, irradian en una variedad de nichos de tamaño que va desde los 100 g hasta valores que superan ligeramente el kilogramo de peso.



13.4. Evolución del tamaño corporal en los Paucituberculata

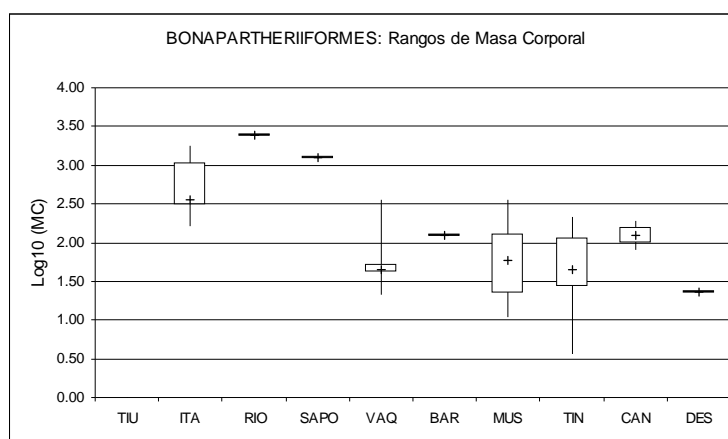
Entre los Polydolopimorphia, los representantes del Suborden Polydolopiformes exhiben un claro aumento de los tamaños corporales en función del tiempo (Figura 13.5). Las medianas nunca se encuentran por debajo del umbral de los 100 g de masa corporal y se van incrementando progresivamente a lo largo del Paleógeno. A partir de la subedad Barranquense superan el umbral del kilogramo de peso; el último registro corresponde al taxón de mayor talla conocido para el suborden (*Kramadolops maximus*). El lapso de tiempo involucrado entre la fauna de Paso del Sapo y la Subedad

Barranquense se corresponde con las mayores amplitudes en los rangos de tamaños, encontrándose especies desde 100 g hasta más del kilogramo de masa corporal (Figura 13.5).



13.5. Evolución del tamaño corporal en los *Polydolopimorphia Polydolopiformes*.

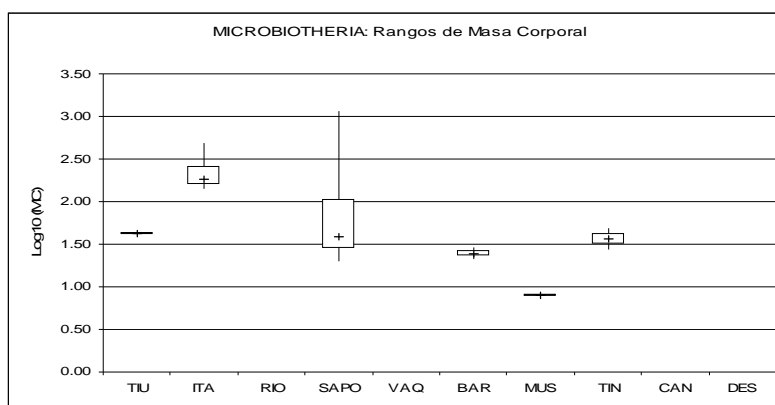
Los representantes del Suborden Bonapartheriiformes exhiben un desplazamiento de los rangos de tamaños ocupados entre la primera y segunda mitad del Paleógeno. Inicialmente ocupaban los tamaños medianos (superiores a 100g) y grandes, superiores a 1 kg (Figura 13.6). A partir de la fauna de Divisadero Largo los rangos de tamaños corresponden a los de talla pequeña, siendo la mayoría de las especies de tamaños inferior a 100 g de masa corporal. Esto se ve reflejado en la localización de las medianas para cada intervalo (Figura 13.6). Con respecto a la variedad de nichos de tamaños, los rangos se amplían en la segunda mitad del Paleógeno hacia los tamaños inferiores a 100 g e, incluso, hacia tamaños menores de 10 g (edad Tinguiririquense). En síntesis, los Bonapartheriiformes experimentan una disminución en los tamaños corporales a través del Paleógeno.



13.6. Evolución del tamaño corporal en los *Polydolopimorphia Bonapartheriiformes*.

Entre los Microbiotheria aparecen valores de las medianas relativamente constantes a lo largo del Paleógeno (Figura 13.7). En líneas generales, la mayor parte de las especies mantiene tamaños menores a los 100 g. Un rasgo excepcional es la gran amplitud de las barras de error para las

asociaciones de Paso del Sapo. Esto está dado por la presencia de una especie notablemente grande en la fauna de La Meseta (*Woodburnodon casei*) que superó el kilogramo de masa corporal.



13.7. Evolución del tamaño corporal en los Microbiotheria.

### EVOLUCIÓN DEL TAMAÑO CORPORAL EN FUNCIÓN DE LAS TEMPERATURAS MEDIAS ANUALES

Los gráficos muestran la relación existente entre la mediana de la masa corporal y las temperaturas medias anuales para cada edad mamífero o fauna del Paleógeno (véase el Capítulo 15, Tabla 15.1). Estas relaciones fueron analizadas en función del agrupamiento taxonómico para descartar el efecto de la ancestralidad sobre la evolución del tamaño corporal. Los resultados presentados en este apartado están basados en las curvas de temperaturas medias anuales resultantes de modelos basados en morfología foliar (Hinojosa, 2005). Estos modelos están influenciados por los sitios de procedencia de las taofloras utilizadas en el análisis. Aunque el modelo de Hinojosa (2005) incluye taofloras de distribución continental, la mayor parte de las mismas provienen de la Patagonia y el sur de Chile, por lo que es probable que la curva esté ligeramente sesgada a nivel regional. Las diferencias climáticas y ambientales entre las distintas regiones consideradas en este trabajo están influenciadas, además, por los eventos ocurridos a nivel local o de cuencas sedimentarias, los que sin duda afectaron la evolución de las faunas.

El agrupamiento (no natural) “Ameridelphia”, no exhibe una relación de dependencia entre las medianas de masa corporal y las temperaturas medias anuales durante el Paleógeno.

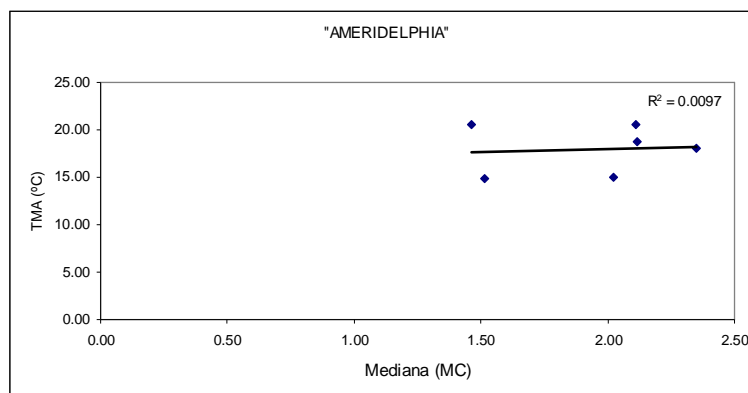


Figura 13.8. Mediana de la masa corporal (MC) en función de las temperaturas medias anuales (TMA) para los Ameridelphia.

Los Sparassodonta no exhiben una relación de dependencia entre las medianas de masa corporal y las temperaturas medias anuales durante el Paleógeno (Figura 13.9).

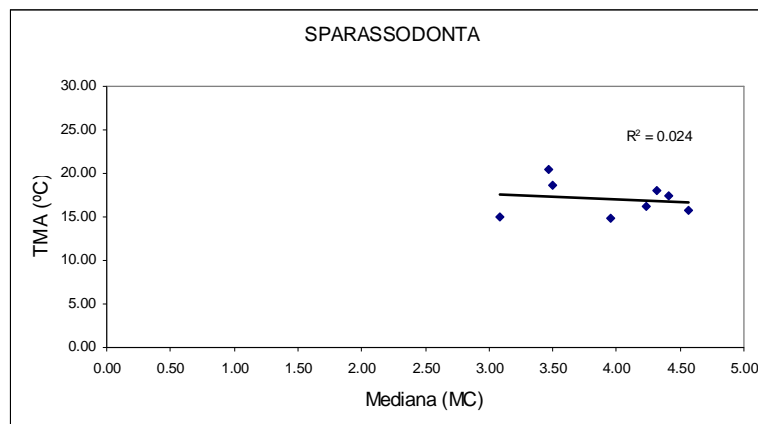


Figura 13.9. Mediana de la masa corporal (MC) en función de las temperaturas medias anuales (TMA) para el orden Sparassodonta.

Los Microbiotheria exhiben una relación de dependencia positiva entre las medianas de masa corporal y las temperaturas medias anuales durante el Paleógeno (Figura 13.10). Aunque la relación no es muy fuerte ( $R^2$  Pearson= 0.52). El valor del coeficiente de correlación está muy influenciado por la mediana correspondiente a la edad Tinguiririquense. Si se tratan las especies de esta asociación como valores atípicos y se eliminan de la correlación, el valor del coeficiente se incrementa hasta  $R^2$  Pearson= 0.78. Las especies de esta asociación constituyen desviaciones negativas respecto de la recta de regresión y las causas de tal dispersión serán consideradas más adelante.

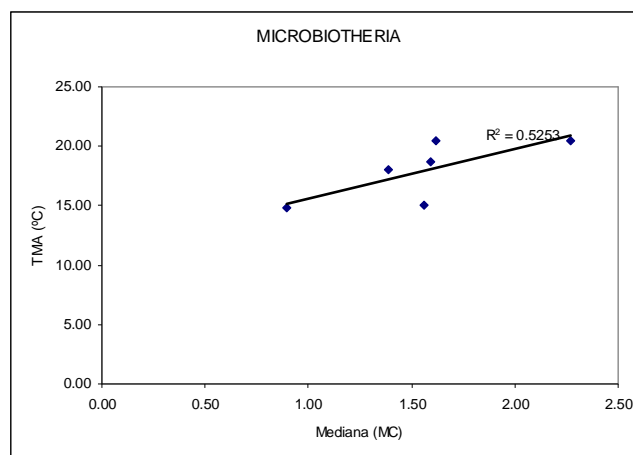


Figura 13.10. Mediana de la masa corporal (MC) en función de las temperaturas medias anuales (TMA) para el orden Microbiotheria.

El orden Paucituberculata muestra una asociación negativa ( $R^2$  Pearson= 0.73) entre la masa corporal y las TMA. A medida que disminuyen las temperaturas, los tamaños corporales medios son mayores (Figura 13.11).

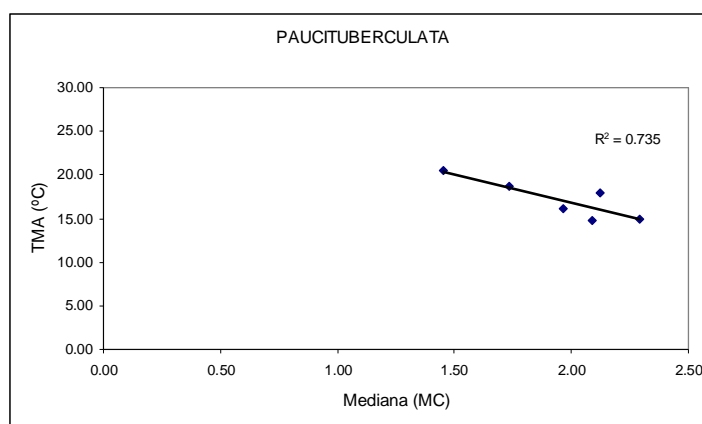


Figura 13.11. Mediana de la masa corporal (MC) en función de las temperaturas medias anuales (TMA) para el orden Paucituberculata.

El suborden Polydolopiformes, exhibe una asociación negativa entre las TMA ( $R^2$  Pearson= 0.78) y las masas corporales medias. La progresiva disminución de las temperaturas es acompañada por incrementos en el tamaño corporal promedio en cada asociación (Fig.13.12)

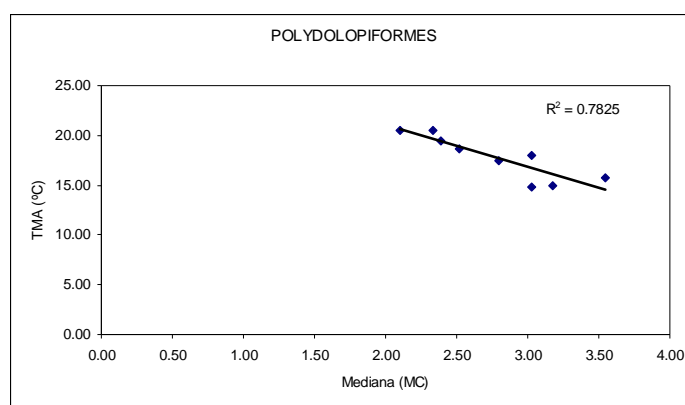


Figura 13.12. Mediana de la masa corporal (MC) en función de las temperaturas medias anuales (TMA) para el suborden Polydolopiformes.

Los Bonaparteriiformes exhiben una asociación positiva entre las TMA y las masas corporales ( $R^2$  Pearson= 0.56). El incremento en las TMA se corresponde con incrementos en la masa corporal media para cada asociación (Fig. 13.13).

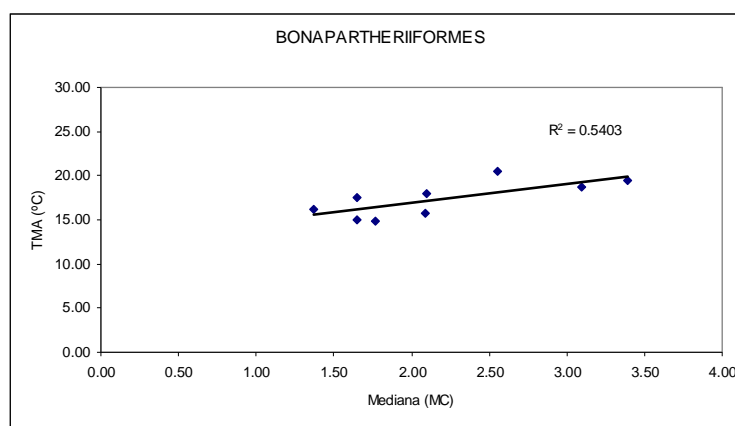


Figura 13.13. Mediana de la masa corporal (MC) en función de las temperaturas medias anuales (TMA) para el orden Bonaptheriiformes.

### EVOLUCIÓN DEL TAMAÑO CORPORAL EN LOS METATHERIA

La mayor parte de los Metatheria del Paleógeno sudamericano ocupó tamaños corporales comprendidos entre los 100 g y 1000 g de masa corporal. Solamente en la edad Tiupampense la mediana se localizó entre los 10 y 100 g; esto es esperable dado que la mayoría de los metaterios de inicios del Paleoceno fueron insectívoros estrictos. Hacia la edad Deseadense las medianas superan ampliamente el umbral de los 1000 g; como se observa en la Figura 13.1, las medianas se disponen por encima de la unidad 3 (1000g) de logaritmo decimal. Este notable incremento en las masas corporales está dado por la radiación de los Sparassodonta que, para esa época, estuvieron mayormente representados por los Borhyaenoidea.

Si se observan los rangos de tamaños ocupados por los metaterios durante el Paleógeno, se puede ver que la Subedad Barranquense marca el inicio de un período en el que los nichos de tamaños fueron amplios en cada una de las asociaciones. Esta amplitud de nichos estuvo acompañada en esta subedad y, particularmente, en la Edad Deseadense por valores elevados de la mediana. En ambos casos estos valores están dados por la radiación de los Sparassodonta en los nichos de los hipercarnívoros de tamaño grande.

### EVOLUCIÓN DEL TAMAÑO CORPORAL EN FUNCIÓN DEL TIEMPO.

En lo que respecta a la evolución de los tamaños medios en función del tiempo dentro de cada orden, se han identificado tres estrategias predominantes.

#### *Grupos taxonómicos que se mantienen estables*

Los “Ameridelphia” mantuvieron sus tamaños medios en un rango estable durante todo su biocrón. Aunque la edad Itaboraiense marca un período de gran amplitud de los nichos de tamaños debido a la aparición de los grandes frugívoros (Protodidelphidae), las medianas grupales se han mantenido entre los 1.5 (31g) y 2.5 (312g) durante casi todo su biocrón. Solamente durante la edad Tiupampense, los “ameridelfios” se ubicaron en su mayoría por debajo de los 100g.

Los Microbiotheria mantuvieron sus tamaños corporales relativamente constantes alrededor del umbral de los 100 g. La mayoría de las especies tuvo masas corporales inferiores a este umbral. Sin embargo, para la edad Itaboraiense, la mediana se localiza por encima del umbral de los 100 g. Esto se debe a que el registro más importante para esta asociación corresponde a especies de la familia Woodburnodontidae, las cuales son notablemente más grandes que los Microbiotheriidae. La gran amplitud de las barras de error en la asociación de Paso del Sapo obedece, también, a la presencia de woodburnodóntidos de gran tamaño como *Woodburnodon casei* (1168 g). En tal sentido, el patrón de variación de los tamaños corporales en los Microbiotheria está determinado fundamentalmente por la filogenia.

*Grupos taxonómicos que incrementan su tamaño en función del tiempo (Regla de Cope)*

Los Paucituberculata exhiben un incremento en sus tamaños corporales a través del tiempo, hecho que se relaciona también con incrementos en la amplitud de los nichos de tamaños ocupados. Inicialmente ocupan tamaños muy pequeños, menores a 100 g; con posterioridad a la Subedad Barranquense irradian por encima de este umbral, llegando incluso a superar en algunos casos el kilogramo de masa corporal.

Los Polydolopiformes muestran una tendencia mucho más clara hacia el incremento de tamaños en función del tiempo. Ellos constituyen un claro ejemplo de la Regla de Cope. Inicialmente, sus tamaños corporales oscilan desde los 100 g hasta menos de 1000g. A partir del Barranquense superan el umbral de los 1000 g y continúan incrementando sus tamaños medios hasta su último registro en la fauna de La Cantera, con una especie (*Kramadolops maximus*) cuya masa corporal supera los 3500 g.

Los Sparassodonta aparecen con tamaños pequeños y medianos y en bajas diversidades. No es sino hasta la Subedad Barranquense en que las medianas superan el umbral de los 10 kg de masa corporal (4 en logaritmo decimal). Aunque la segunda mitad del Paleógeno se caracteriza por medianas superiores a 10 kg, no existe en los Sparassodonta un incremento lineal en función del tiempo tan claro como en el caso de los Polydolopiformes.

*Grupos taxonómicos que disminuyen su tamaño corporal en función del tiempo*

Los Bonapartheriiformes oscilan inicialmente en un rango de tamaños pequeños (< 100g) y medianos (< 1000g). Hacia la subedad Vaquense la mediana se desplaza por debajo del umbral de los 100g y se mantiene con ligeras fluctuaciones alrededor de este umbral hasta la fauna de La Cantera, que constituye el último registro paleógeno del suborden.

## TAMAÑO CORPORAL Y VARIABLES CLIMÁTICAS

Tres de los cinco órdenes o agrupaciones mayores de metaterios del Paleógeno muestran casos de incremento de la masa corporal conjuntamente con la disminución de las temperaturas ambientales (Regla de Bergman). Sin embargo, no todas las agrupaciones taxonómicas han respondido de la misma manera a las variaciones en las condiciones climáticas. Se han identificado tres tipos de asociación entre la mediana de la masa corporal a nivel de orden y las temperaturas medias anuales.



*Asociaciones nulas:* en el caso de los “Ameridelphia” y los Sparassodonta no se encontró asociación entre la evolución de las TMA y la mediana del tamaño corporal en cada intervalo de tiempo. En ambos casos la mediana grupal de las masas corporales evolucionaron de manera independiente.

*Positivas:* los Microbiotheria y los Bonapartheriiformes exhiben una asociación positiva entre las medianas de masa corporal por intervalo de tiempo y las TMA. En ambos casos los coeficientes de correlación son cercanos a 0.5, lo cual indica una asociación leve entre ambas variables. Sin embargo, en los Microbiotheria se ha identificado que los valores de la edad Tinguiririquense constituyen valores atípicos con respecto a la recta de regresión. Esto se debe a que la mediana en ese intervalo de tiempo es particularmente elevada (Fig. 13.7) con respecto a la recta de regresión. Pareciera entonces que los Microbiotheria responden de manera diferencial a las variaciones en las temperaturas ambientales. Por un lado se observa una respuesta general de disminución de las masas corporales en función de las temperaturas, que es la regla durante la mayor parte del Paleógeno. Por otro lado, ante una caída de las temperaturas ambientales pueden comportarse de manera opuesta e incrementar sus tamaños corporales en respuesta al frío. Esto queda evidenciado en el caso de *Woodburnodon* en la fauna de La Meseta (Eoceno medio de Antártida) y de *Microbiotherium* durante la edad Tinguiririquense. Los Bonapartheriiformes, por el contrario, muestran una respuesta uniforme aumentando sus masas corporales conforme aumentan las temperaturas.

*Negativas:* los Paucituberculata (Fig. 13.11) y los Polydolopimorphia Polydolopiformes (Fig. 13.13) exhiben una asociación inversa entre las medianas de masa corporal y las TMA. En ambos casos la disminución de las temperaturas genera una respuesta de incremento en las masas corporales de acuerdo a la Regla de Bergman.

El análisis de las medianas de masa corporal en función de las TMA permite diferenciar respuestas de carácter general a nivel de orden de respuestas aisladas dentro de un agrupamiento taxonómico. Por un lado, algunos linajes como los Polydolopimorphia Polydolopiformes y los Paucituberculata que exhiben tendencias de incremento clinal en el tamaño corporal de algunos géneros, muestran además una respuesta generalizada de aumento de la masa corporal conforme disminuyen las TMA a nivel de orden. Esto se evidencia en la asociación positiva entre las TMA y la mediana de masa corporal para cada intervalo temporal. Por el contrario, algunos órdenes que muestran una asociación nula entre las medianas de masa corporal y las TMA muestran casos aislados en los que se verifica la Regla de Bergman (e.g. Microbiotheria y Sparassodonta). También se han identificado asociaciones positivas a nivel ordinal que también verifican la Regla de Bergman de manera aislada (e.g. Bonapartheriiformes Gashterniidae). En este contexto, es evidente que los Metatheria, al menos durante el Paleógeno, han respondido de manera flexible a las variaciones en las condiciones climáticas y ambientales.

## CAPÍTULO 14- COMPOSICIÓN TRÓFICA DE LAS ASOCIACIONES DE METATHERIA A LO LARGO DEL PALEÓGENO

### EDAD TIUPAMPENSE

La edad Tiupampense está caracterizada por la presencia de cuatro tipos tróficos, a saber: insectívoros, insectívoro-frugívoros, granívoro-frugívoros y mesocarnívoros. De estos cuatro tipos dietarios, el insectívoro es el que presenta el mayor número de especies, las que representan el 58.3% del total y están distribuidas en un rango de masas corporales relativamente pequeño que llega hasta los 200 g (Fig. 14.1a). Las especies mesocarnívoras constituyen el segundo grupo trófico y el que alcanzó masas corporales más elevadas superiores a al kilogramo de masa corporal (*Andinodelphys*, *Mayulestes*). El grupo que domina la fauna de Metatheria es el de los “Ameridelphia” aunque también están presentes los Sparassodonta, Microbiotheria y los Polydolopimorphia Polydolopiformes (véase más adelante).

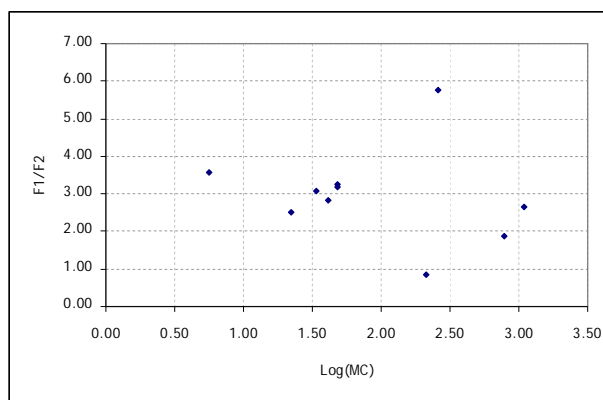


Figura 14.1 a. Índice de corte en función de la masa corporal en escala logarítmica.

Los insectívoros de esta asociación constituyen un grupo de especies generalizadas que se diferencian unas de otras en función de su capacidad de corte y, por lo tanto, del tipo de insectos consumidos. Las especies con índices de corte inferiores a 3 estarían explotando el nicho de los insectos más duros. Las especies con índices de corte superiores a 3 estarían depredando sobre insectos de durezas bajas a intermedias. En esta categoría se incluye a *Jaskhadelphys*, el insectívoro más pequeño de la asociación (5.61 g de masa corporal estimada). Los granívoro-insectívoros están representados por una sola especie: *Roberthoffstetteria nationalgeographica*, un polidolopiforme generalizado que muestra rasgos compatibles con la durofagia. Los mesocarnívoros están representados por “ameridelfios” de las familias Mayulestidae y Peradectidae y por los Sparassodonta (*Allkoquirus*) los que exhiben los rasgos relacionados con el consumo de vertebrados (e.g. relieves elevados, valores de PWA superiores a 70°, cuencas reducidas, valores elevados de F1/F2 y B/L). Estos taxones no se consideran hipercarnívoros ya que su morfología molar aun conserva rasgos relacionados a la actividad de molienda. Sin embargo, es probable que los vertebrados constituyeran el ítem principal, aunque no exclusivo, de su alimentación.

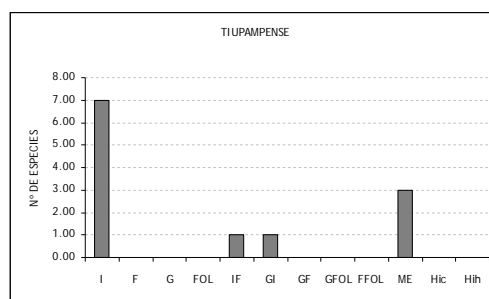


Figura 14.1 b. Composición trófica de la edad Tiupampense. Referencias (para ésta y las figuras siguientes); I, insectívoros; F, frugívoros; G, granívoros; FOL, folívoros; IF, insectívoro-frugívoros; GF, granívoro-frugívoros; GFOL, granívoro-folívoros; FFOL, frugívoro-folívoros; ME, mesocarnívoro; Hic, hipercarnívoro comedor de carne; Hih, hipercarnívoro-quebrantahuesos.

En términos generales, la asociación de metaterios tiupampenses puede caracterizarse por un dominio notorio de los tipos insectívoros, por la buena representación de los tipos carnívoros depredadores (25%) y por la existencia de tipos insectívoros de muy pequeño tamaño como *Jaskhadelphys*, el tercer metaterio más pequeño del Paleógeno. La escasa representación de los frugívoros estrictos o mixtos podría explicarse por la presencia en esos nichos tróficos de otros mamíferos no-metaterios.

#### EDAD ITABORAIENSE

Los metaterios de la edad mamífero Itaboraiense incluyen a los exhumados del Yacimiento Las Flores en la Patagonia central y a los provenientes de las grietas cársticas de la localidad de Sao José de Itaboraí (Brasil). En conjunto, los metaterios de ambas asociaciones se distribuyen en un amplio rango de nichos tróficos. Los insectívoro-frugívoros son el tipo trófico dominante, representando el 39.2 % del total de las especies de la asociación. Los insectívoros estrictos son el segundo grupo en importancia, constituyendo el 27.4 % y los frugívoros el tercero, con un porcentaje de representación del 19.6%. Los restantes grupos no superan, cada uno, el 6% en relación al número total de especies. Estos grupos tróficos minoritarios cubren un amplio espectro de categorías tróficas como los granívoros, los folívoros, los meso e hipercarnívoros y una variedad de categorías mixtas entre las principales dietas no carnívoras (Fig. 14.2 b).

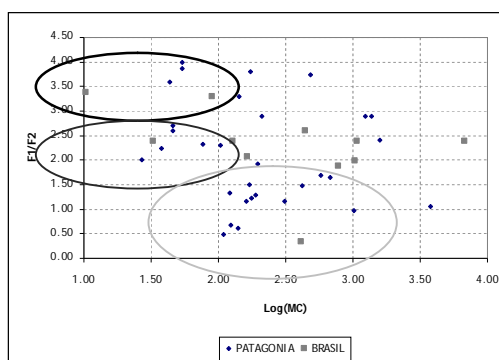


Figura 14.2a. Distribución de especies en función del índice F1/F2 para la edad Itaboraiense.

Las categorías que contienen a la insectivoría como alimentación ya sea exclusiva o mixta se distribuyen en un amplio espectro de valores del índice F1/F2 y en tamaños corporales en general inferiores a los 200 g (Fig. 14.2 a) que reflejan las diferencias en las demandas mecánicas de la presa y por lo tanto una partición del nicho insectívoro. Los óvalos de la Figura 14.2 a nuclean la mayor diversidad de tipos insectívoros no-durófagos (negro), insectívoros durófagos (gris oscuro) y frugívoros (gris claro). Algunas especies quedan fuera de las elipses debido a que el índice F1/F2 y la masa corporal no son las únicas variables utilizadas para asignar las preferencias tróficas. En tal sentido, las especies frugívoras y de gran tamaño de Protodidelphidae quedan excluidas del óvalo de los frugívoros, ya que las mismas presentan valores elevados del índice F1/F2 debido a la gran longitud relativa de sus crestas linguales. Sin embargo, las restantes evidencias morfológicas indican hábitos frugívoros para estas especies (véase el Capítulo 12). En el otro extremo se encuentran las especies frugívoras de polidolopimorfios que exhiben valores muy bajos del índice F1/F2. Esta diversidad morfológica dentro de una misma categoría trófica tiene un significado funcional relacionado con la posesión, por parte de los polidolopimorfios, del complejo sectorial que concentra la actividad de corte y rotura del alimento, quedando los molares casi exclusivamente destinados para la molienda.

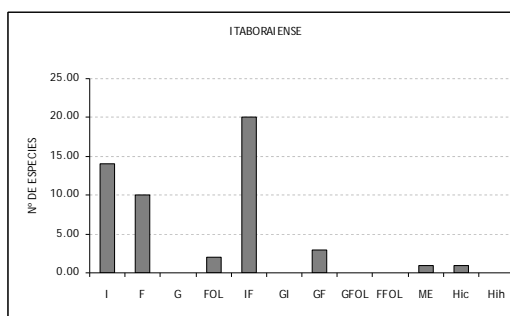


Figura 14.2b. Composición trófica de los *Metatheria* de edad Itaboraiense. I, insectívoros; F, frugívoros; G, granívoros; FOL, folívoros; IF, insectívoro-frugívoros; GF, granívoro-frugívoros; GFOL, granívoro-folívoros; FFOL, frugívoro-folívoros; ME, mesocarnívoro; Hic, hipercarnívoro comedor de carne; Hih, hipercarnívoro-quebrantahuesos.

La composición taxonómica dentro de las categorías tróficas dominantes es mixta, estando las categorías insectívoras constituidas por los “Ameridelphia” y los Microbiotheria primordialmente, mientras que el nicho frugívoro es compartido por los “Ameridelphia”, los Microbiotheria y los Polydolopimorphia. Las categorías tróficas más especializadas sin embargo, están constituidas por un grupo taxonómico dominante e incluso exclusivo. Así, los mesocarnívoros e hipercarnívoros de la edad Itaboraiense son Sparassodonta basales de los géneros *Patene* y *Nemolestes*; los folívoros son los Bonapartheriiformes de la familia Gashterniidae y los granívoro-folívoros por los Bonapartheriiformes de la familia Bonapartheriidae.

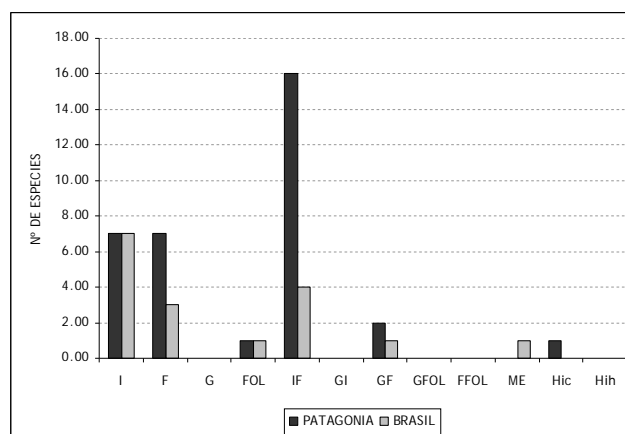


Figura 14.2 c. Composición trófica de las asociaciones de *Metatheria* correspondientes a las localidades fosilíferas de edad Itaboraiense de Patagonia (Yacimiento Las Flores) y Brasil (Itaboraí). I, insectívoros; F, frugívoros; G, granívoros; FOL, folívoros; IF, insectívoro-frugívoros; GF, granívoro-frugívoros; GFOL, granívoro-folívoros; FFOL, frugívoro-folívoros; ME, mesocarnívoro; Hic, hipercarnívoro comedor de carne; Hih, hipercarnívoro-quebrantahuesos.

No existen diferencias sustanciales en la composición trófica de las asociaciones de Brasil y Patagonia en cuanto a los tipos tróficos presentes. Las mismas categorías están presentes en ambas asociaciones, con la mínima excepción de los carnívoros; mientras en Brasil se registra un mesocarnívoro, en Patagonia lo hace un hipercarnívoro. Las mayores diferencias se observan en los porcentajes de representación de cada categoría y en los tipos dominantes. En la asociación de San José de Itaboraí dominan los insectívoros estrictos seguidos por los insectívoro-frugívoros y por los frugívoros estrictos. En Patagonia el grupo dominante son los insectívoro-frugívoros, mientras que los insectívoros estrictos y los frugívoros están igualmente representados en la fauna. Las restantes categorías se mantienen con porcentajes mínimos de representación en ambas faunas. Las diferencias composicionales entre las asociaciones de Patagonia y Brasil no parecen expresar diferencias ecológicas importantes ya que, más probablemente, los grupos dominantes estaban adaptados a los mismos (o muy similares) ecotopos: el elevado porcentaje de insectívoros y frugívoros en cualquiera de sus subcategorías es característico de los ambientes selváticos pluviales.

El rasgo diagnóstico de la composición trófica de las asociaciones de metaterios de edad Itaboraiense es, claramente, la gran diversidad de tipos insectívoros y frugívoros, los que se distribuyen a lo largo de un espectro amplio de tamaños corporales (ver Capítulo 13, Fig. 13.1); en segundo lugar, la aparición de tipos folívoros, tanto estrictos como complementarios a otras categorías tróficas.

### EDAD RIOCHIQUENSE

Los metaterios de edad Riochiquense están representados únicamente por seis especies. Para cuatro de ellas se han inferido hábitos insectívoro-frugívoros, mientras que para las dos restantes se infieren los nichos folívoro en un caso y mesocarnívoro en el otro. La mayor parte de las especies de esta edad se encuentran entre los 100 g y los 1000 g de masa corporal (ver Fig. 13.1). La composición taxonómica corresponde, casi exclusivamente, a miembros del Orden Polydolopimorphia, a excepción de un

Caroloameghiniidae (“Ameridelphia”) insectívoro-frugívoro y un Sparassodonta basal (*Patene*). Debe señalarse que la disminución de taxones de Metatheria en niveles de esta edad con respecto a las precedentes obedece, más probablemente, a un sesgo del muestreo antes que a otras causas. A diferencia de asociaciones precedentes y subsiguientes en el tiempo, los muestreos relativos a niveles de edad Riochiquense han sido realizados, históricamente, a ojo desnudo en el campo. Esto implica un claro sesgo a favor de los mamíferos de mediano a gran tamaño. Por el contrario, cada vez que han sido realizados concentrados sedimentarios en niveles paleógenos correspondientes a otras unidades cronológicas, las asociaciones resultantes de metaterios (que incluyen muchas formas de pequeño tamaño) han sido mucho más abundantes en términos taxonómicos.

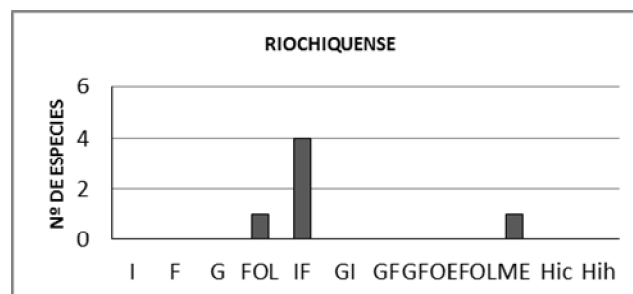


Figura 14.4. Composición trófica de la asociación de metaterios de edad Riochiquense. I, insectívoros; F, frugívoros; G, granívoros; FOL, folívoros; IF, insectívoro-frugívoros; GF, granívoro-frugívoros; GFG, granívoro-folívoro; FOLME, folívoro-mesocarnívoro; ME, mesocarnívoro; Hic, hipercarnívoro comedor de carne; Hih, hipercarnívoro-quebrantahuesos.

#### FAUNA DE PASO DEL SAPO

Entre los metaterios de la aquí denominada “Fauna de Paso del Sapo” se incluyen a aquellos procedentes de la asociación homónima, como también a los exhumados en niveles de la Formación La Meseta, en la Península Antártica (sobre la correlación temporal de ambas asociaciones, véase Tejedor et al., 2009). Los tipos tróficos de estas asociaciones son similares a las de la edad precedente: dominan los tipos tróficos insectívoro-frugívoros, seguidos por los insectívoros y por los frugívoros estrictos. Los restantes grupos tróficos representados son los folívoros, frugívoro-folívoros y los hipercarnívoros. A diferencia de la edad Itaboraiense, los folívoros tanto estrictos como mixtos, están mejor representados y constituyen, en conjunto, el 17.6 % del total de las especies. Los carnívoros continúan siendo un grupo minoritario en relación al resto de los tipos tróficos (Fig. 14.4 a).

Al igual que en las edades precedentes, los insectívoros están distribuidos en un amplio espectro de valores de F1/F2 que representan las especializaciones hacia la durofagia (Fig. 14.4b óvalo azul) y al consumo de insectos blandos (óvalo rojo). A diferencia de la asociación Itaboraiense, el mayor número de frugívoros se agrupa por debajo del valor 1 de F1/F2 (óvalo verde). Esto refleja una situación taxonómica diferente, ya que la categoría de los frugívoros está dominada, en las asociaciones de la fauna de Paso del Sapo, por los Polydolopiformes. Las especies frugívoras con valores de F1/F2 mayor a 1 corresponden a los protodidélfid y glásbidos de Paso del Sapo (Fig. 14.4 b).

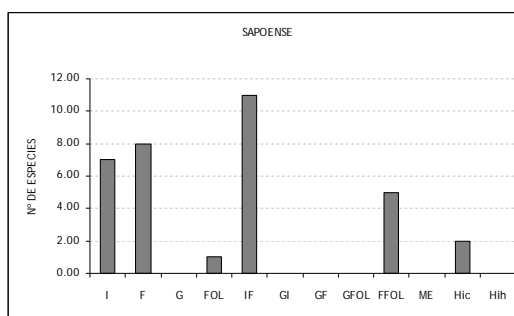


Figura 14.4 a. Composición trófica de la asociación de metaterios de la fauna de Paso del Sapo. I, insectívoros; F, frugívoros; G, granívoros; FOL, folívoros; IF, insectívoro-frugívoros; GF, granívoro-frugívoros; GFOL, granívoro-folívoros; FFOL, frugívoro-folívoros; ME, mesocarnívoro; Hic, hipercarnívoro comedor de carne; Hih, hipercarnívoro-quebrantahuesos.

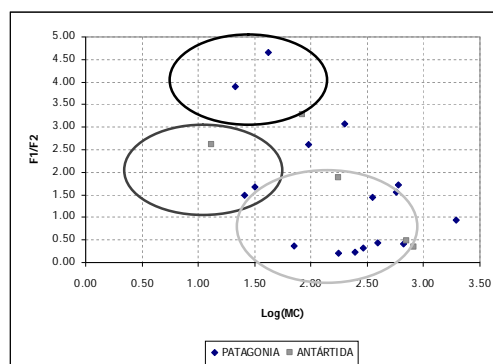


Figura 14.4 b. Distribución de especies en función del Índice F1/F2 para la fauna de Paso del Sapo.

Los frugívoros ocupan el segundo lugar en importancia en ambas asociaciones. La ausencia de carnívoros en Antártida es la diferencia más notable, porque tiene además un correlato taxonómico: la ausencia de Sparassodonta en las altas latitudes antárticas se suma a la ausencia de otro de los grandes órdenes de metaterios paleógenos, los Paucituberculata. La composición taxonómica exhibe, además, otras diferencias sustanciales entre ambas asociaciones. Los únicos taxones presentes en la asociación de Antártida son los Polydolopidae, los Prepidolopidae, los Woodburnodontidae y los Derorhynchidae. En la asamblea de Paso del Sapo la diversidad taxonómica es muy superior, involucrando otras familias de “ameridelfios” y microbioterios, a los que se adicionan gashtérnidos, glásbidos, protodidélfidios, esternbérgidos, peradéctidos y caroloameguínidos (véase el Capítulo 16).

Las diferencias observadas en la composición trófica y taxonómica de Antártida y Patagonia refleja diferencias en las condiciones climáticas y ambientales en cada una de las regiones.

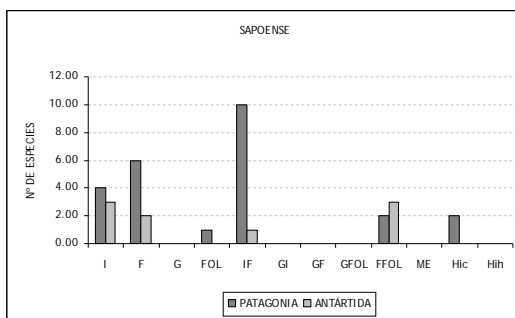


Figura 14.4 c. Composición trófica de las faunas de paso del Sapo de Patagonia y Antártida. I, insectívoros; F, frugívoros; G, granívoros; FOL, folívoros; IF, insectívoro-frugívoros; GF, granívoro-frugívoros; GFOL, granívoro-folívoros; FFOL, frugívoro-folívoros; ME, mesocarnívoro; Hic, hipercarnívoro comedor de carne; Hih, hipercarnívoro-quebrantahuesos.

#### SUBEDAD VAQUENSE

El registro de Metatheria para la Subedad Vaquense incluye taxones agrupables en cuatro categorías tróficas, a saber: insectívoro-frugívoros, granívoro-insectívoros, granívoro-folívoros e hipercarnívoros (Figura 14.5a). Todas las categorías están representadas de manera equivalente en el conjunto de la subedad; sin embargo, cuando se analiza el patrón geográfico se observa que en Patagonia los nichos tróficos están restringidos a los insectívoro/frugívoros y a los hipercarnívoros, mientras que en las regiones extra-patagónicas los nichos tróficos ocupados son los granívoro/folívoros, los granívoro/insectívoros y los hipercarnívoros.

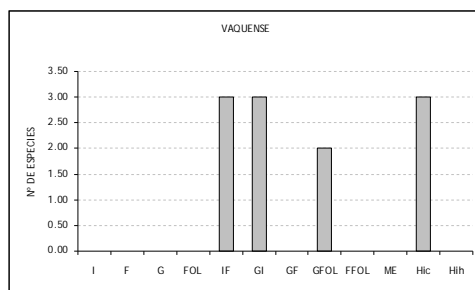
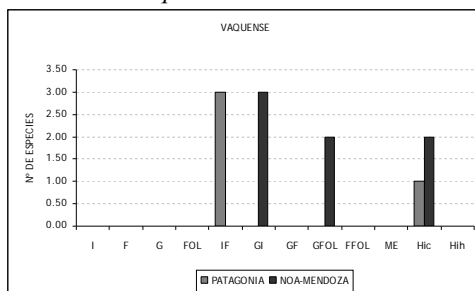


Figura 14.5a. Composición trófica de los Metatheria de la Subedad Vaquense. I, insectívoros; F, frugívoros; G, granívoros; FOL, folívoros; IF, insectívoro-frugívoros; GF, granívoro-frugívoros; GFOL, granívoro-folívoros; FFOL, frugívoro-folívoros; ME, mesocarnívoro; Hic, hipercarnívoro comedor de carne; Hih, hipercarnívoro-quebrantahuesos.



14.5B. Composición trófica de los Metatheria de la subedad Vaquense por región geográfica. I, insectívoros; F, frugívoros; G, granívoros; FOL, folívoros; IF, insectívoro-frugívoros; GF, granívoro-frugívoros; GFOL, granívoro-folívoros; FFOL, frugívoro-folívoros; ME, mesocarnívoro; Hic, hipercarnívoro comedor de carne; Hih, hipercarnívoro-quebrantahuesos.



*granívoro-folívoro; FFOL, frugívoro-folívoro; ME, mesocarnívoro; Hic, hipercarnívoro comedor de carne; Hih, hipercarnívoro-quebrantahuesos.*

Con respecto a la composición taxonómica de las distintas categorías, los insectívoro-frugívoros son exclusivamente Polydolopidae y los granívoro-folívoros corresponden a las especies del género *Groeberia* (Groeberiidae), los granívoro/insectívoros a las especies de Bonaparteriidae y Prepodolopidae y los hipercarnívoros a los Sparassodonta.

### SUBEDAD BARRANQUENSE

La asociación correspondiente a la Subedad Barranquense muestra mayor diversidad taxonómica de metaterios con respecto a la subedad precedente. Esta diferencia en la riqueza de especies también se refleja en la diversidad de tipos tróficos. En la subedad Barranquense son seis las categorías tróficas identificadas. Los tipos dominantes son los hipercarnívoros comedores de carne (29.63%) y los insectívoro-frugívoros (25.93%). A estos dos grupos mayoritarios le siguen los frugívoro-folívoros (18.52%), los granívoro-insectívoros (14.81%) y, en un orden mucho menor de representación, los frugívoros (7.41%) y los mesocarnívoros (3.70%). Los rasgos más notables de esta asociación son la baja diversidad de frugívoros estrictos y la irrupción de los hipercarnívoros como grupo trófico dominante.

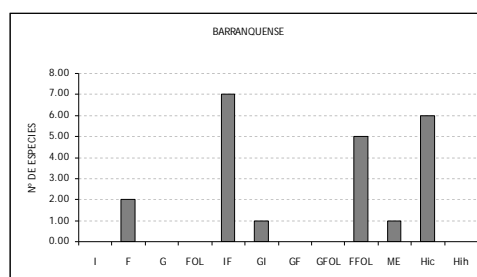


Figura 14.6a. Composición trófica de la asociación de metaterios de la Subedad Barranquense. I, insectívoros; F, frugívoros; G, granívoros; FOL, folívoros; IF, insectívoro-frugívoros; GF, granívoro-frugívoros; GFOL, granívoro-folívoro; FFOL, frugívoro-folívoro; ME, mesocarnívoro; Hic, hipercarnívoro comedor de carne; Hih, hipercarnívoro-quebrantahuesos.

Con respecto a los grupos tróficos dominantes se observa, en el caso de los hipercarnívoros, una amplia gama de tamaños corporales que va desde los 6 kg hasta casi los 40 kg (Fig. 14.6 c). Los valores de RGA en función del tamaño corporal indican que no hubo solapamiento dentro del gremio de los carnívoros.

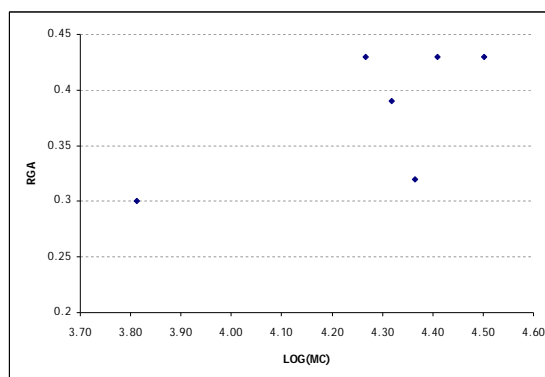


Figura 14.6c. Índice RGA en función de la masa corporal para las especies de *Metatheria* hipercarnívoros de la Subedad Barranquense de Patagonia.

Con respecto a la composición taxonómica dentro de este gremio, el mismo está dominado por los Sparassodonta Proborhyaenidae, registrándose también algunos taxones basales al orden.

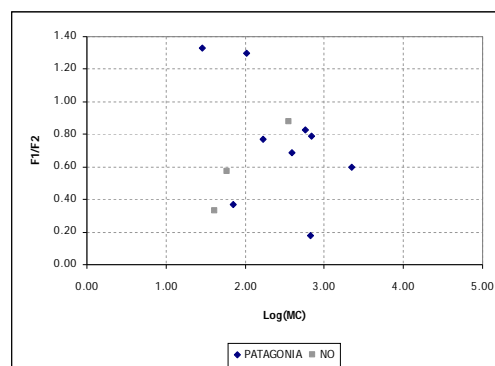


Figura 14.6 d. Índice F1/F2 en función del tamaño corporal para las especies no-carnívoras de *Metatheria* de la Subedad Barranquense.

En el caso de los insectívoro-frugívoros los valores del índice F1/F2 muestran una dispersión mayoritaria por debajo de 1 y algunos escasos taxones superan este umbral (Fig. 14.6d). Esto se debe fundamentalmente a que el nicho de los insectívoro-frugívoros está dominado por los diferentes géneros de la familia Polydolopidae que, como se ha mencionado antes, presentan el complejo sectorial que les posibilita separar las actividades de corte y molienda, resultando en valores muy bajos de F1/F2. Los valores superiores a 1 son ocupados por los insectívoro-frugívoros de la familia Microbiotheriidae. Las especies que superan el umbral de la unidad 3 de logaritmo decimal son aquellas que superaron el kilogramo de masa corporal. Las mismas son consideradas como frugívoro-folívoras y son polidolópidos de los géneros *Eudolops* y *Kramadolops* (véase la Tabla 4: Anexo). Las dos especies frugívoras registradas para la subedad barranquense son *Caroloameghinia mater* (Caroloameghiniidae) y *Archeodolops clavulus* (Polydolopidae) con valores de masa corporal por encima de los 500 g y de alrededor de 70 g respectivamente. Finalmente, el nicho de los granívoro-insectívoros está compuesto por géneros de Bonaparteriiformes Rosendolopidae.

## EDAD MUSTERSENSE

El mayor número de especies correspondientes a esta edad provienen de la localidad de Santa Rosa (Perú) aunque también hay registro en la Patagonia central y el noroeste argentino. Las asociaciones de Santa Rosa y del noroeste argentino son consideradas como Noroeste (NO). Los grupos tróficos dominantes durante esta edad son los frugívoros (26.32%) seguidos por los insectívoros (21.05%) y los granívoros (15.79%). Con un porcentaje más bajo de representación se hallan otros grupos tróficos como los granívoro-insectívoros (10.53%) e hipercarnívoros comedores de carne (10.53%). Los grupos menos numerosos son los mesocarnívoros (5.26%) granívoro-frugívoros (5.26%) y los frugívoro-folívoros (5.26%). Con respecto a la edad precedente, las asociaciones mustersenses muestran una ausencia de insectívoro-frugívoros (antes dominantes), una repartición del nicho carnívoro entre hiper y mesocarnívoros por igual y, en general, una mayor expresión de los tipos granívoros en la mayoría de sus combinaciones (Fig. 14.7 a).

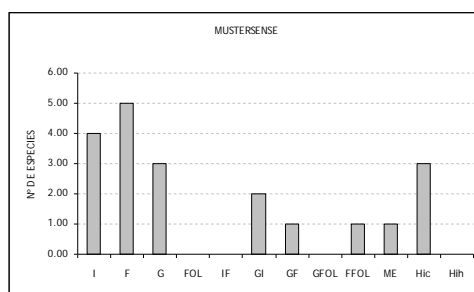


Figura 14.7a. Composición trófica de la asociación de *Metatheria* de edad Mustersense. I, insectívoros; F, frugívoros; G, granívoros; FOL, folívoros; IF, insectívoro-frugívoros; GF, granívoro-frugívoros; GFOL, granívoro-folívoro; FFOL, frugívoro-folívoro; ME, mesocarnívoro; Hic, hipercarnívoro comedor de carne; Hih, hipercarnívoro-quebrantahuesos.

Las diferencias geográficas en la composición de las asociaciones están dadas por los grupos tróficos dominantes (Fig. 14.7b). En Patagonia, dominan los hipercarnívoros y los granívoros con un porcentaje de representación del 28.57% cada uno. Los restantes tipos tróficos (insectívoros, frugívoros y frugívoro-folívoros) están representados equitativamente con el 14.29% del total cada uno. En el noroeste sin embargo, los grupos dominantes son los frugívoros (30.77%) y los insectívoros (23.08%). Los mesocarnívoros y los granívoro-insectívoros constituyen cada uno el 15.38% del total. Finalmente los granívoros y los granívoro-folívoros representan cada uno el 7.69% del total. Otras diferencias geográficas en la edad Mustersense ocurren en la cantidad de tipos tróficos representados. Las asociaciones del noroeste exhiben una mayor partición de los nichos, estando las categorías principales combinadas entre sí de modo que el espectro dietario es mucho más amplio que aquel de las asociaciones patagónicas. Este fenómeno se observa particularmente en la granivoría que en el noroeste se halla combinada con la frugivoría, la insectivoría e incluso con la folivoría si se tiene en cuenta que la dieta inferida para *Epidolops redondoi* incluye a las hojas como un elemento probable (ver Capítulo 12).

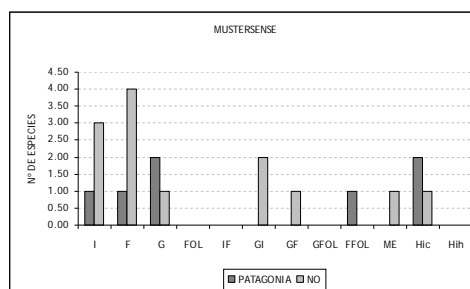


Figura 14.7b. Composición trófica de los Metatheria de la edad Mustersense por regiones geográficas. I, insectívoros; F, frugívoros; G, granívoros; FOL, folívoros; IF, insectívoro-frugívoros; GF, granívoro-frugívoros; GFOL, granívoro-folívoros; FFOL, frugívoro-folívoros; ME, mesocarnívoro; Hic, hipercarnívoro comedor de carne; Hih, hipercarnívoro-quebrantahuesos.

Con respecto a la composición taxonómica de las categorías dominantes en una y otra asociación, el nicho de los hipercarnívoros de Patagonia está compuesto por *Procladosictis* y *Plesiofelis*, un Sparassonta *incertae sedis* y un Borhyaenoidea basal, mientras que en el NOA dominan los Proborhyaenidae. Los granívoros, por su parte, están compuestos exclusivamente por bonaparterioideos. En las asociaciones del noroeste, los frugívoros dominantes están compuestos por paucituberculados basales al clado Abderitidae + Paleothentidae y, minoritariamente, por Prepidolopidae (Bonaparteriiformes). El nicho de los granívoros, en todas sus combinaciones, está dominado por los Bonaparteriiformes y, minoritariamente, por los Argirolagoidea basales. Los insectívoros están compuestos por microbioterios y una serie de Metatheria *incertae sedis* (ver Tabla 4: Anexo). El único mesocarnívoro mustersense pertenece al género *Patene*, un Sparassodonta basal.

En líneas generales, la edad Mustersense constituye un período con una notable amplitud en cuanto al número de nichos tróficos ocupados por los Metatheria. Esta amplitud es mucho más notoria en las asociaciones del noroeste, las que reflejan condiciones ambientales distintas a aquellas de Patagonia. En esta última, la escasa expresión de tipos tróficos adaptados a ambientes de bosque lluvioso como insectívoros y frugívoros contrasta con el noroeste donde estos grupos dominan las asociaciones de metaterios. En sentido inverso, los hipercarnívoros de Patagonia son especies de tamaño grande, probablemente cursoriales, mientras que el mesocarnívoro del NO apenas supera el kilogramo de masa corporal.

#### EDAD TINGUIRIRIQUENSE

No hay para esta edad mamífero distribuciones geográficas disyuntas, ya que tanto la localidad tipo como la de Patagonia pertenecen a la Región Andina del Reino Austral y se analizan como una unidad.

Los tipos tróficos dominantes durante la edad Tinguiririquense son los insectívoro-frugívoros (26.32%) y los granívoros estrictos (21.05%). El siguiente tipo trófico en importancia es el de los frugívoro-folívoros (15.79%) al que le siguen los insectívoros (10.53%), los granívoro-folívoros (10.53%), los granívoro-insectívoros (5.26%), los frugívoros (5.26%) y los hipercarnívoros (5.26%).

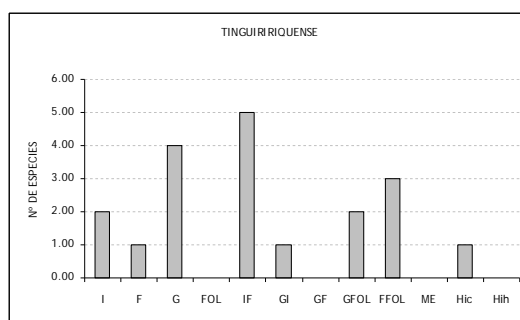


Figura 14.8a. Composición trófica de los *Metatheria* de edad Tinguiririquense. I, insectívoros; F, frugívoros; G, granívoros; FOL, folívoros; IF, insectívoro-frugívoros; GF, granívoro-frugívoros; GFOL, granívoro-folívoros; FFOL, frugívoro-folívoros; ME, mesocarnívoro; Hic, hipercarnívoro comedor de carne; Hih, hipercarnívoro-quebrantahuesos.

Con respecto a la composición taxonómica, los insectívoro-frugívoros están compuestos, en orden de importancia, por los Microbiotheriidae, los Paucituberculata y los Caroloameghiniidae. Los granívoros exhiben una composición taxonómica dominada claramente por los Bonaparteriioidea. Los Argyrolagoidea y los Glasbiidae comparten este nicho trófico, pero con menor número de especies y se establecen en las categorías mixtas (granívoro-folívoros o granívoro-insectívoros). Los frugívoro-folívoros son las especies de Polydolopidae del género *Kramadolops*, las que alcanzan masas corporales superiores al kilogramo. El nicho de los insectívoros está ocupado por argirolagoideos basales y por paucituberculados mientras que el de los frugívoros por los paucituberculados exclusivamente. La única especie hipercarnívora es un Hathlyaciniidae (Sparassodonta). Los valores del índice F1/F2 muestran una distribución en función del tamaño corporal que no exhibe solapamientos entre las distintas especies. Los insectívoros exhiben valores del índice en general superiores a 1, mientras que los granívoros y folívoros están por debajo de ese valor. Una sola especie exhibe valores notablemente altos del índice F1/F2: *Praedens aberrans* (Argirolagoidea), un insectívoro que posee la segunda masa corporal más pequeña para los metaterios del paleógeno (Tabla 3 Anexo). Esta especie debería estar explotando el recurso de insectos blandos dados los valores muy altos del desgaste de corte.

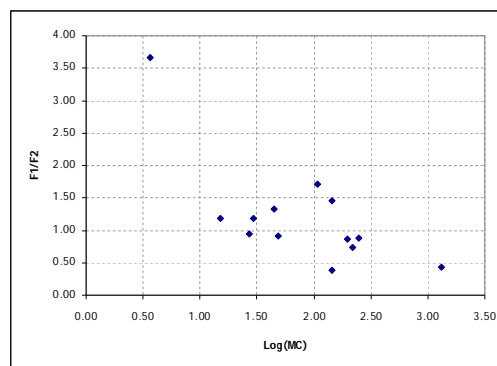


Figura 14.8b. Índice de corte en función de la masa corporal para las especies de *Metatheria* no-carnívoras de edad Tinguiririquense.

En términos generales, la asociación de metaterios de edad Tinguiririquense se diferencia de su predecesora Mustersense en el menor número de especies frugívoras e insectívoras estrictas, así como

también en la notable representación que tienen los tipos insectívoro-frugívoros en relación con el resto. Cuando se compara la composición general de metaterios de la edad Tinguiririquense con las asociaciones mustersenses de Patagonia y del NO se observan algunos rasgos compartidos con ambas asociaciones. Con las asambleas mustersenses de Patagonia, las de edad Tinguiririquense comparten la baja diversidad de los tipos insectívoros y frugívoros estrictos, la presencia de hipercarnívoros y de granívoros como elementos importantes (aunque no dominantes) de la fauna y la presencia de tipos mixtos entre la frugivoría y la folivoría. Con las asociaciones del noroeste comparte la presencia de tipos tróficos que representan subcategorías dentro de la granivoría, tales como los granívoro-folívoros y los granívoro-insectívoros. La presencia de los insectívoro-frugívoros es un rasgo exclusivo de la asamblea Tinguiririquense que está ausente en las asociaciones mustersenses.

### FAUNA DE LA CANTERA

La fauna de La Cantera muestra una baja diversidad de metaterios. Los grupos tróficos dominantes son los insectívoros/frugívoros y los granívoros. Las restantes categorías son distintas combinaciones de la granivoría, la insectivoría y la hipercarnivoría.

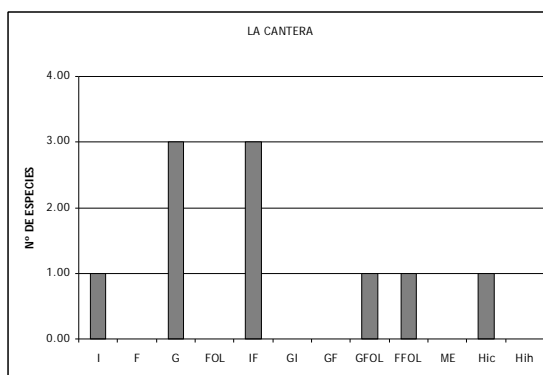


Figura 14.9. Composición trófica de los Metatheria de la fauna de La Cantera. I, insectívoros; F, frugívoros; G, granívoros; FOL, folívoros; IF, insectívoro-frugívoros; GI, granívoro-insectívoros; GF, granívoro-frugívoros; GFOL, granívoro-folívoro; FFOL, frugívoro-folívoro; ME, mesocarnívoro; Hic, hipercarnívoro comedor de carne; Hih, hipercarnívoro-quebrantahuesos.

La fauna de La Cantera carece de frugívoros estrictos, uno de los tipos tróficos indicadores de ambientes cálidos y húmedos. Los tipos tróficos identificados para esta fauna son aptos para la supervivencia en ambientes más bien xéricos y fríos, como los que se establecieron en Patagonia hacia el límite Eoceno-Oligoceno con la brusca caída de las temperaturas globales (véase más adelante). Un rasgo a destacar es la presencia de un hipercarnívoro del género *Pharsophorus*, el que duplica en tamaño a sus congéneres de las edades precedentes y que, además, muestra una notable reducción del valor de RGA con respecto a las especies precedentes (véase el Capítulo 12). Este proceso de incremento en la masa corporal ocurre también en el género *Kramadolops* (que tiene su especie más grande en esta asociación faunística) y en los microbiotéridos, los que duplican su tamaño en relación a aquellos de la edad precedente.

## EDAD DESEADENSE

Las asociaciones de metaterios correspondientes a la Edad Deseadense incluyen taxones cuyos restos fueron exhumados en localidades Patagónicas, del Noroeste y del Noreste (Uruguay). En conjunto, la composición trófica de la asociación deseadense indica un claro predominio de los tipos hipercarnívoros, especialmente de aquellos comedores de carne. Esta asociación registra, también, el primer metaterio quebrantahuesos del Cenozoico sudamericano. Los carnívoros en conjunto, dan cuenta del 66.63% del total de las especies. Los hipercarnívoros comedores de carne dominan la asociación (33.33%) seguidos por los mesocarnívoros (20%). Los hipercarnívoros quebrantahuesos representan el 13.33% del total de especies de la asociación, al igual que los insectívoro-frugívoros. Los grupos tróficos minoritarios son los insectívoros, frugívoros y granívoro-folívoros con un 6.67% del total de especies cada uno.

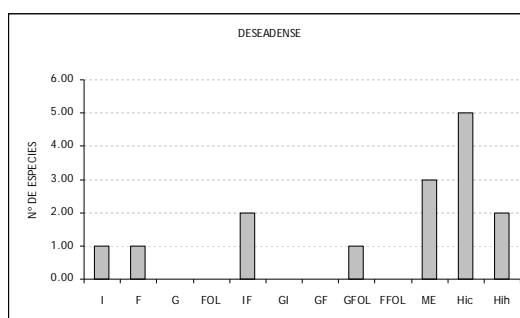


Figura 14.10a. Composición trófica de los Metatheria de edad Deseadense. I, insectívoros; F, frugívoros; G, granívoros; FOL, folívoros; IF, insectívoro-frugívoros; GF, granívoro-frugívoros; GFOL, granívoro-folívoros; FFOL, frugívoro-folívoros; ME, mesocarnívoro; Hic, hipercarnívoro comedor de carne; Hih, hipercarnívoro-quebrantahuesos.

Con respecto al tipo trófico dominante, los valores de RGA en función de la masa corporal no exhiben solapamiento teniendo en cuenta la distribución geográfica, ya que hay especies con un rango geográfico amplio que involucra tanto las localidades patagónicas como las de latitudes más bajas. El rango de masas corporales ocupados por los carnívoros es enorme, existiendo especies desde los 3 kg hasta los 93 kg (Fig. 14.10b). Los tipos insectívoros, frugívoros e insectívoro-frugívoros están exclusivamente compuestos por especies del orden Paucituberculata. La única especie granívoro-folívoros es un Argyrolagidae (Bonapartheriiforme).

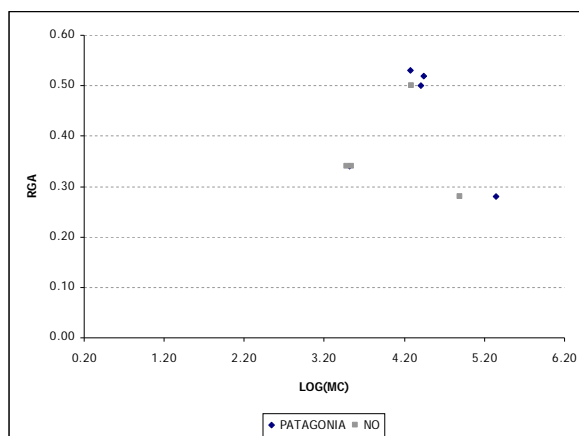


Figura 14.10b. Índice RGA en función del tamaño coporal para las especies carnívoras de *Metatheria* de edad Deseadense.

Cuando la composición trófica se analiza en función de la distribución geográfica emergen algunas diferencias importantes entre las asociaciones de Patagonia y las extra-patagónicas. Los tipos indicadores de ambientes cerrados (insectívoros y frugívoros estrictos) no se registran en Patagonia y sólo se encuentran dos especies de insectívoro-frugívoros en esa región. En las asociaciones extra-patagónicas, la diversidad de tipos tróficos es mayor y no solo se registran insectívoros y frugívoros sino que en general, las masas corporales de los distintos tipos de carnívoros es menor en relación con las especies patagónicas (Fig. 14.10b).

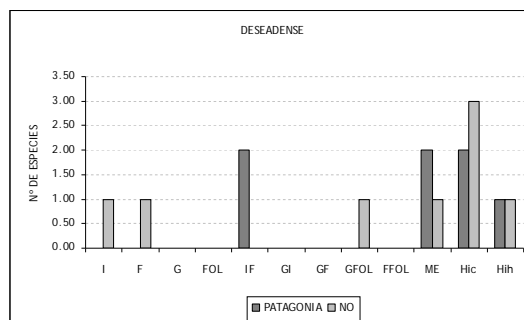


Figura 15.10c. Composición trófica de los *Metatheria* de edad Deseadense en función de la distribución geográfica. I, insectívoros; F, frugívoros; G, granívoros; FOL, folívoros; IF, insectívoro-frugívoros; GF, granívoro-frugívoros; GFOL, granívoro-folívoros; FFOL, frugívoro-folívoros; ME, mesocarnívoro; Hic, hipercarnívoro comedor de carne; Hih, hipercarnívoro-quebrantahuesos.

La edad Deseadense se distingue notoriamente de las edades precedentes por el dominio de los tipos carnívoros, tanto en las asociaciones de altas como bajas latitudes. En las localidades extra-patagónicas se registran tipos tróficos indicativos de ambientes más cálidos y húmedos que los de Patagonia. Desde el punto de vista de la composición taxonómica, los metaterios de esta edad se caracterizan por la ausencia de dos de tres de los grandes grupos que dominaron durante casi todo el Paleógeno (Polydolopiformes, Bonapartheriiformes Bonapartheriioidea y “Ameridelphia”). La evolución de la composición taxonómica se analiza separadamente en el Capítulo 16.



## CAPÍTULO 15. LOS METATHERIA Y EL CLIMA DEL PALEÓGENO SUDAMERICANO

### VARIABLES CLIMÁTICAS A LO LARGO DEL PALEÓGENO

El gráfico 15.1 muestra la evolución de las temperaturas medias anuales (TMA) y de las precipitaciones medias anuales (PMA) estimadas a partir de la morfología foliar de una serie de localidades sudamericanas (Hinojosa, 2005). Los valores graficados son extrapolaciones de las curvas de PMA y TMA resultante del modelo univariado (Hinojosa, 2005).

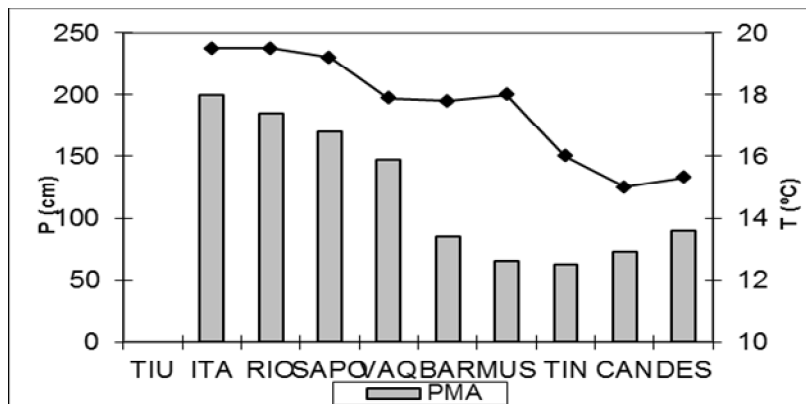


Figura 15.1. Climodiagrama para la mayor parte del Paleógeno de Patagonia basado en las estimaciones de precipitaciones medias anuales (PMA) y temperaturas medias anuales (TMA). Datos climáticos tomados de Hinojosa (2005).

A partir de la Edad Itaboraiense y hasta la Subedad Vaquense inclusive, los climas de América del Sur se mantuvieron cálidos y húmedos, con PMA superiores a los 150 cm y TMA ligeramente inferiores a los 20°C. Hacia la Subedad Barranquense se registra una abrupta caída de las PMA mientras que las TMA permanecen relativamente constantes. Este lapso temporal marca el inicio de una transición hacia ambientes cálidos y más áridos que se mantendrán hasta la edad Mustersense, con valores de PMA inferiores a 100 cm y de TMA de alrededor de 18°C. Durante la Edad Tinguiririquense, si bien continúan valores de PMA indicativos de ambientes áridos, ocurre una caída de las TMA hasta los 16°C. La Fauna de La Cantera marca, sin lugar a dudas, el momento más frío de todo el Paleógeno, con TMA de alrededor de 15°C y valores de PMA también por debajo de los 100 cm. La edad Deseadense marca una ligera recomposición de los climas con leves aumentos de las PMA y TMA en relación a los tiempos precedentes (Oligoceno temprano).

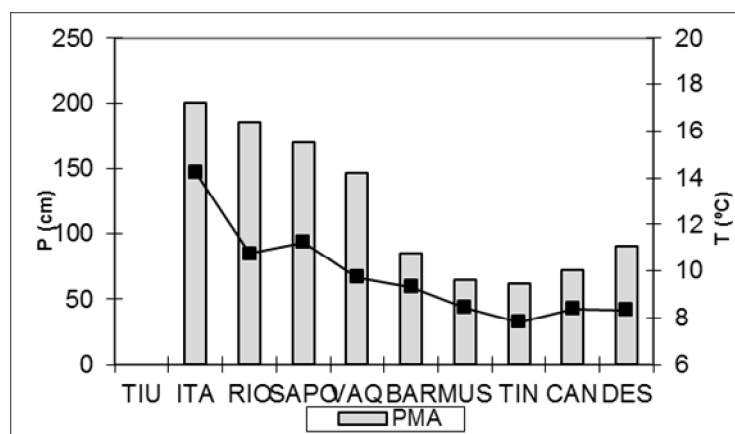


Figura 15.2. Climodiagrama para la mayor parte del Paleógeno de Patagonia basado en las estimaciones de precipitaciones medias anuales (PMA) y temperaturas medias del mes más frío (TMF). Datos climáticos tomados de Hinojosa (2005).

La tendencia climática antes descripta se hace más notoria cuando se consideran las temperaturas medias del mes más frío (TMF). Teniendo en cuenta las estimaciones de temperaturas para los meses más fríos se observa que el deterioro climático comienza hacia el Eoceno medio (Subedad Vaquense) donde las TMF descienden por debajo de los 10°C, siendo particularmente bajas durante la Edad Tinguiririquense, para la que se registran estimaciones inferiores a los 8°C de TMF.

En función de la evolución de las variables climáticas es esperable que la composición trófica de las distintas asociaciones responda a tales variaciones. Puede hipotetizarse que dicha respuesta se habría manifestado mediante: (1) el predominio de tipos insectívoros y frugívoros desde el Paleoceno temprano (edad Tiupampense) hasta fines del Eoceno temprano (i.e., el intervalo cronológico correspondiente a la asociación de Paso del Sapo); (2) un progresivo predominio de los tipos carnívoros y granívoros desde los tiempos vaquenses hasta fines del Oligoceno (Edad Deseadense).

La Tabla 15.1 muestra el número de especies para cada tipo trófico principal y las variables climáticas asociadas a cada intervalo cronológico (excepto para la edad Tiupampense que está fuera del rango cronológico de la base de datos utilizada). Para cada categoría trófica se sumaron las especies estrictas y las mixtas, considerando la dieta principal como determinante del grupo trófico. Así, por ejemplo, los frugívoro-folívoros son sumados a los frugívoros. En el caso de los insectívoros, se consideraron exclusivamente los insectívoros estrictos y se sumaron los insectívoro-frugívoros y los insectívoro-granívoros a las categorías frugívoros y granívoros respectivamente.

EDAD	I	F	G	FOL	C	TOTAL	PMA(cm)	TMA(°C)	TMF(°C)
TIU	7.00	1.00	1.00	0.00	3.00	12.00	Sin datos	Sin datos	Sin datos
ITA	14.00	30.00	3.00	2.00	2.00	51.00	200.00	19.50	14.24
RIO	0.00	4.00	0.00	1.00	1.00	6.00	185.00	19.50	10.75
SAPO	7.00	24.00	0.00	1.00	2.00	34.00	170.00	19.20	11.22
VAQ	0.00	3.00	3.00	0.00	2.00	10.00	147.00	17.90	9.72
BAR	0.00	14.00	4.00	0.00	10.00	22.00	85.00	17.80	9.32
MUS	4.00	6.00	6.00	0.00	3.00	19.00	65.00	18.00	8.44
TIN	2.00	9.00	7.00	0.00	1.00	19.00	62.00	16.00	7.82
CAN	0.00	1.00	2.00	0.00	1.00	4.00	72.00	15.00	8.40
DES	1.00	3.00	1.00	0.00	10.00	15.00	90.00	15.30	8.35

Tabla 15.1. Riqueza de especies por nicho trófico y variables climáticas asociadas a cada intervalo temporal. Referencias: I, insectívoros; F, frugívoros; G, granívoros; FOL, folívoros; C, carnívoros.

El número de especies por cada categoría trófica fue dividido por el total de especies de cada asociación y se calculó un índice por categoría trófica, que es un valor relativo de representación de la misma en el conjunto de la asociación. Esos índices fueron graficados en función del tiempo para analizar el comportamiento de los distintos tipos tróficos con respecto a las variaciones climáticas antes mencionadas.

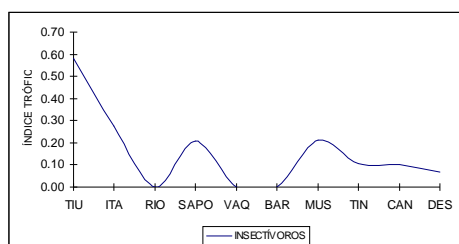


Figura 15.3. Abundancia relativa de insectívoros estrictos.

Los insectívoros exhiben, en líneas generales, sus mayores porcentajes relativos durante los estadios más cálidos y húmedos del Paleógeno. Este grupo trófico tiene su máxima expresión en la Edad Tiupampense y luego se establece en alrededor de un 20%, en lo que parece representar un valor de base para los insectívoros estrictos en las restantes asociaciones. Los valores nulos de los intervalos Riochiquense y Vaquense son probablemente un artefacto de la baja diversidad de metaterios conocidos para esos lapsos (véase más arriba).

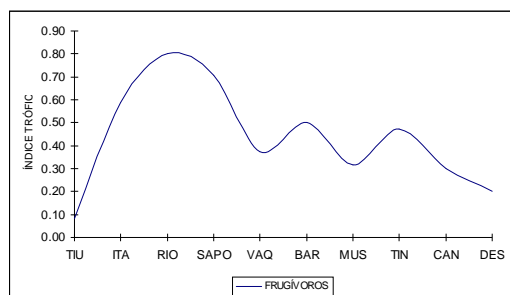


Figura 15.4. Abundancia relativa de tipos frugívoros.

Los frugívoros exhiben una curva de abundancia relativa (Fig. 15.4) que responde notablemente bien a las variaciones en las condiciones de temperatura y humedad graficadas en las figuras 15.1 y 15.2. Los valores máximos de abundancia relativa ( $> 70\%$ ) ocurren entre las asociaciones Itaboraiense y de Paso del Sapo, cuando las TMA se hallan alrededor de los  $19^{\circ}\text{C}$  y las PMA entre los 170 y los 200 cm. Posteriormente, los valores de representatividad disminuyen progresivamente para alcanzar valores mínimos en la edad Mustersense que constituye el lapso más árido del Paleógeno, de acuerdo a las estimaciones de PMA (Figura 15.1 y Tabla 15.1). El ligero incremento de frugívoros en la edad Tinguiririquense ocurre en un momento para el cual se esperaría una disminución en el número de los mismos, dado que las PMA se encuentran por debajo de los 100 cm, las TMA son notablemente más frías que la edad precedente ( $16^{\circ}\text{C}$ ) y la TMF alcanzan valores mínimos inferiores a  $8^{\circ}\text{C}$ . Si se tiene en cuenta que el mayor aporte a los frugívoros de este lapso está dado por especies frugívoro-folívoras de la familia Polydolopidae y por insectívoro-frugívoros de la familia Microbiotheriidae, este porcentaje no es tan llamativo. El tamaño corporal elevado asociado a una dieta folívora complementaria debe haber sido el factor principal de supervivencia en un ambiente con las características climáticas de la edad Tinguiririquense. Es interesante notar aquí que los únicos polidolópidos registrados en esta edad son especies del género *Kramadolops*, el cual exhibe una tendencia al incremento de tamaño corporal a la incorporación de hojas en la dieta (véase el Capítulo 12). En el caso de los Microbiotheriidae, la explicación más razonable a su presencia en la edad Tinguiririquense está basada en la comparación con *Dromiciops gliroides*, el único microbiotérico viviente que tiene una dieta insectívoro-frugívora y es de tamaño inferior a los 100g. Como se ha mencionado en el Capítulo 7, el monito del monte tiene la capacidad de hibernar y almacenar lípidos en su cola, dos adaptaciones que le confieren la capacidad de sobrevivir en ambientes notablemente fríos donde las temperaturas invernales alcanzan valores de hasta  $-10^{\circ}\text{C}$ . Es probable entonces que los microbiotéricos registrados durante este lapso contaran con adaptaciones similares para sobrevivir en un ambiente mucho más benigno como el de la edad Tinguiririquense en Patagonia.

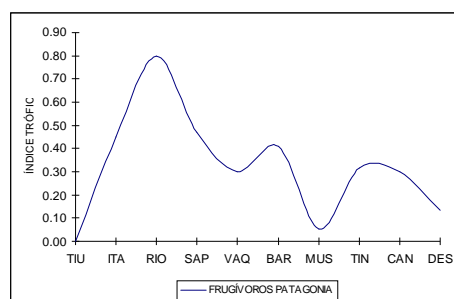


Figura 15.5a. Abundancia relativa de frugívoros totales en Patagonia

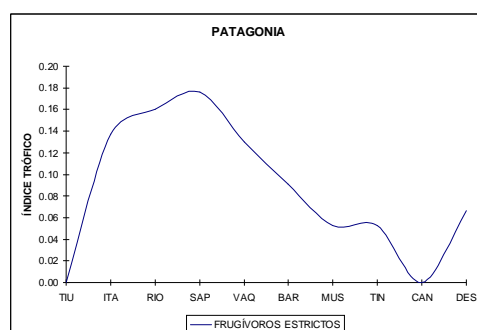


Figura 15.5b. Abundancia relativa de frugívoros estrictos en Patagonia

Cuando la abundancia de frugívoros se analiza en función de la distribución geográfica (Fig. 15.5a) se observa un patrón mucho más dependiente de las variables climáticas. La abundancia máxima continúa durante los estadios más cálidos y húmedos. La Fauna de Paso del Sapo muestra una caída en el índice de representatividad que se debe al efecto de quitar las especies frugívoras de la Antártida. Desde comienzos del Eoceno medio (Subedad Vaquense) en adelante, los frugívoros constituyen un elemento minoritario en las asociaciones, estando representados fundamentalmente por tipos mixtos (frugívoros/insectívoros) que raramente superan el 30% del total de las asociaciones taxonómicas de metaterios. El mínimo observado en la Edad Mustersense pone en evidencia el registro comparativamente menor de metaterios en la Patagonia con respecto al Noroeste. Es probable, sin embargo, que los tipos frugívoros del Mustersense patagónico hayan sido escasos, teniendo en cuenta que se trata de uno de los lapsos más secos del Paleógeno (PMA= 65 cm). Si se consideran exclusivamente los tipos frugívoros estrictos registrados en Patagonia, la relación con las variables climáticas es mucho más evidente aun (Fig. 15.5b). Las diferencias entre los mundos “invernadero” y “frigorífico” son ostensibles en relación a la cantidad / proporción de frugívoros estrictos.

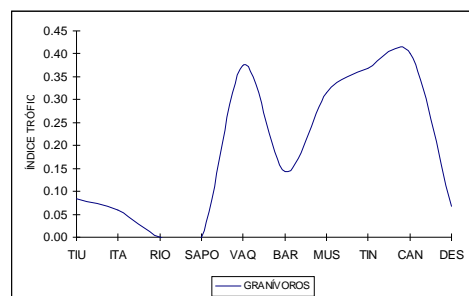


Figura 15.6. Abundancia relativa de granívoros.

Los tipos granívoros exhiben sus mayores abundancias relativas a partir de la Subedad Vaquense. Esta asociación muestra una caída de las TMA y de las TMF de aproximadamente 2°C con respecto a la fauna de Paso del Sapo. El máximo de abundancia para este grupo trófico ocurre en la fauna de La Cantera y este valor notablemente alto parece estar asociado a la caída de las temperaturas ocurridas hacia el límite Eoceno-Oligoceno.

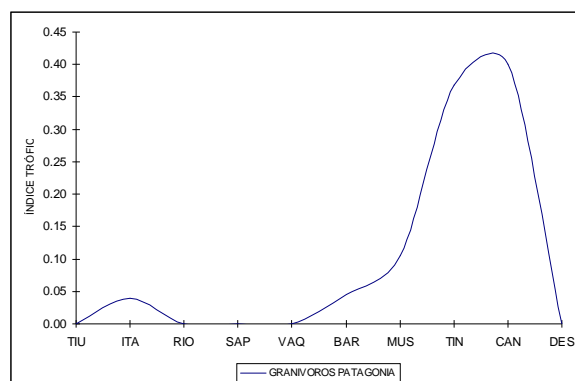


Figura 15.7. Abundancia relativa de metaterios granívoros de Patagonia.

Considerando exclusivamente la abundancia de granívoros de Patagonia (Fig. 15.7), la curva toma una forma completamente sesgada hacia a la derecha en la escala temporal. La mayor abundancia de granívoros ocurre concomitantemente con el deterioro climático caracterizado por la caída conjunta de las PMA y las TMA (Fig. 15.1).

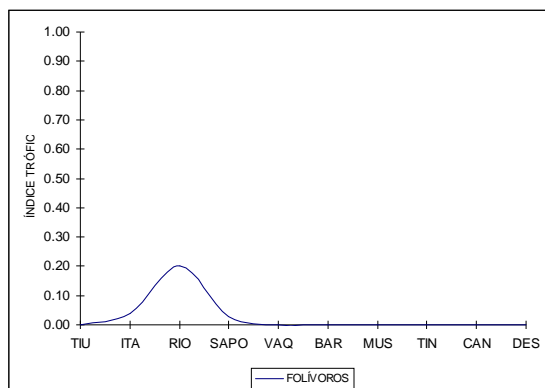


Figura 15.8. Abundancia relativa de folívoros.

Los folívoros estrictos muestran una curva de abundancia completamente restringida al período cálido y húmedo que se extiende desde la edad Itaboraiense hasta fines del Eoceno temprano (fauna de Paso del Sapo). Un rasgo interesante es el bajo valor de este índice, el que supera ligeramente el valor de 0.2 en su punto máximo. Cuando se considera la folivoría complementaria a otras dietas, el patrón acotado de la Figura 15.8 toma una forma ligeramente distinta (Fig. 15.9).

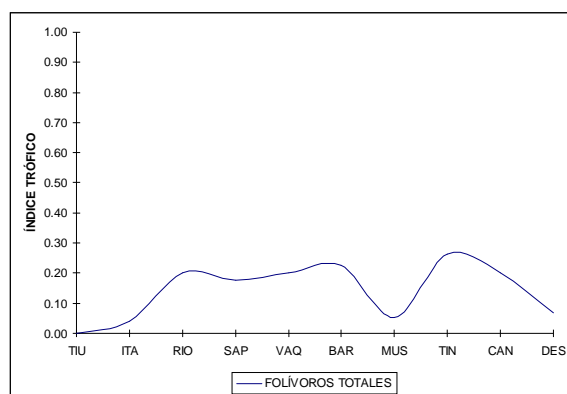


Figura 15.10. Abundancia relativa de folívoros tanto estrictos como mixtos.

Aunque los valores máximos de representatividad oscilan alrededor del 20% del total de las asambleas de metaterios, cuando se consideran las categorías mixtas se observa dos nuevos picos en las curvas de abundancia. El primero, durante las subedades Vaquense-Barranquense, es debido a las especies de *Groeberia* (Bonapartheriiformes Argyrolagoidea) que complementan con hojas una dieta principalmente granívora, así como también de *Eudolops*, cuya dieta ha sido estimada como frugívora/folívora. El segundo, durante la edad Tinguiririquense y la fauna de la Cantera, es debido a la presencia de las especies del género *Kramadolops* (Polydolopiformes) y el género *Klohnia* (Bonapartheriiformes Argyrolagoidea). La Figura 15.10 muestra una asociación de la folivoría a dos tipos distintos de ambientes; por un lado, los folívoros más estrictos que se desarrollaron con diversidades bajas en los bosques cálidos y húmedos de la primera mitad del Paleógeno; por el otro, los folívoros complementarios que se desarrollaron asociados a ambientes más abiertos, con valores más bajos de precipitaciones e incluso de temperaturas medias.

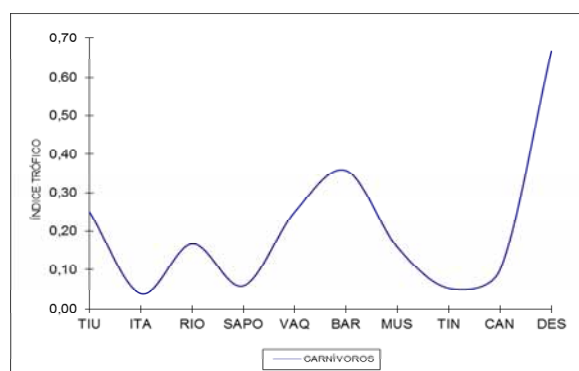


Figura 15.11. Abundancia relativa de carnívoros.

Los carnívoros exhiben una relación similar a la de los granívoros con las variables climáticas. La curva de abundancia relativa, aunque es polimodal, está sesgada hacia la derecha y exhibe su primer valor máximo de importancia durante la Subedad Barranquense (33%) de manera concomitante con la caída de las PMA por debajo de los 100 cm. Posteriormente la abundancia disminuye hasta el mínimo de La Fauna de la Cantera donde sólo se registra una especie y luego se incrementa casi exponencialmente hasta alcanzar los valores máximos de la edad Deseadense, momento en el cual los carnívoros

consituyen casi el 70% de las asociaciones. Es en esta edad donde aparacen conjuntamente ocupados los tres nichos del gremio de la carnivoría, los hipercarnívoros depredadores, los hipercarnívoros quebrantahuesos y los mesocarnívoros. Con respecto a los quebrantahuesos, *Proborhyaena* representa un caso excepcional dado su enorme tamaño (93 kg); sin embargo, en algunas especies pre-deseadenses se han interpretado algunos valores morfométricos como indicadores de cierta capacidad quebrantahuesos (*Angelocabrerus daptis*, *Pharsophorus lacerans*; véase más arriba). En tal sentido, aunque el nicho de los quebrantahuesos está presente claramente en la edad Deseadense, es probable que otros hipercarnívoros antecesores de *Proborhyaena* hayan explotado ocasionalmente este recurso.

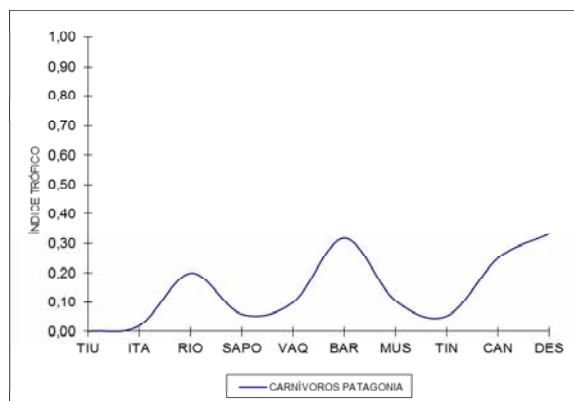


Figura 15.12. Abundancia relativa de carnívoros en Patagonia.

A diferencia de las restantes categoría tróficas, la carnivoría no exhibe variaciones sustanciales en la forma de su curva de abundancia cuando se consideran exclusivamente las especies patagónicas. La forma general de la curva se mantiene y solo varía el porcentaje de representatividad con respecto a la fauna total de metaterios. Los máximos de la edades Barranquense y Deseadense son equivalentes cuando se grafican los carnívoros patagónicos exclusivamente.



## CAPÍTULO 16. DIVERSIDAD DE ESPECIES

### MEDIDAS DE DIVERSIDAD

El análisis de correlación resultó en un R Pearson de 0.629 ( $p < 0.0001$ ) para la diversidad (DET) en función del tiempo contenido en cada intervalo y en un R de 0.41 ( $p < 0.0001$ ) para la diversidad en función del número de sitios por edad (DES). Aunque ambos coeficientes no son muy elevados, su impacto sobre la curva de diversidad debe ser considerado.

La Figura 16.1 muestra las variaciones en la curva de diversidad en función de la medida utilizada. La forma de la curva se mantiene constante independientemente del tipo de ponderación en casi todos los intervalos. Las únicas dos excepciones las constituyen las edades Tiupampense e Itaboraiense. En el primer caso, la DET es superior a la D y esto podría deberse a que la duración estimada de la edad Tiupampense es menor al millón de años. En el segundo caso, la D arroja valores notablemente superiores a la DET; esto podría deberse a que la duración de la edad Itaboraiense ha sido estimada en más de tres millones de años. Sin embargo, teniendo en cuenta la baja precisión en la calibración de los límites cronológicos de las Edades-mamífero sudamericanas, aquí se utilizará la riqueza de especies como estimador de la diversidad de especies de las asociaciones de metaterios sudamericanos.

En términos generales, los máximos y mínimos coinciden en cualquiera de las curvas y sólo es variable la magnitud de los mismos. La diversidad estandarizada por la longitud del intervalo (DET), es la más conservadora de todas las medidas.

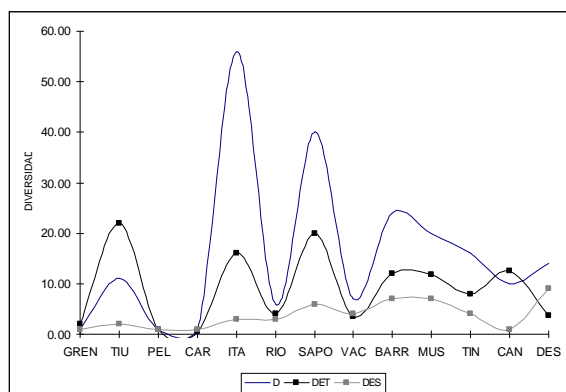


Figura 16.1. Diversidad de especies medida en términos de riqueza absoluta (D); riqueza estandarizada por el tiempo (DET) y riqueza estandarizada por el número de sitios (DES).

### PATRONES GENERALES

La riqueza de especies de metaterios en función de las edades mamífero queda representada por una distribución bimodal, con un máximo en el Eoceno temprano y otro en el Eoceno tardío de menor magnitud (Figura 16.2). El primer máximo está básicamente influenciado por las diversidades de las asociaciones Itaboraiense y de Paso del Sapo, las que incluyen 56 y 40 especies respectivamente. El segundo máximo está representado por la Subedad Barranquense y la SALMA Mustersense, con 24 y 20 especies respectivamente. Posteriormente ocurre una caída de la riqueza de especies durante la fauna de

La Cantera, para luego comenzar a incrementarse levemente durante la edad Deseadense. Este patrón fluctuante de la diversidad tienen una relación directa con las variables ambientales (veáse más abajo).

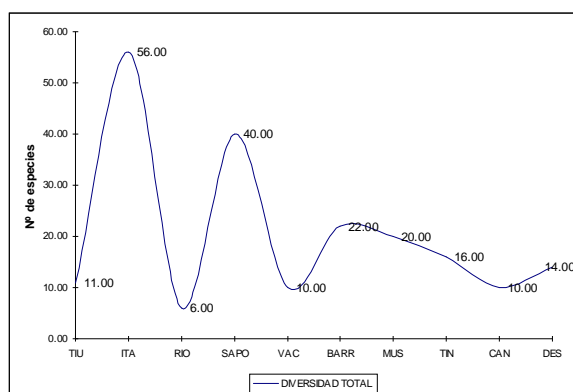


Figura 16.2. Riqueza absoluta de especies por edad. Número de especies de metaterios por intervalo temporal.

### RIQUEZA TOTAL EN FUNCIÓN DE LAS VARIABLES AMBIENTALES

La evolución de la curva de diversidad total en función del tiempo y de las variables climáticas (Fig. 16.4 y 16.5) permite reconocer distintos eventos en la historia natural de los metaterios sudamericanos. 1- un primer evento de radiación en ambientes con características climáticas muy estables, cálidas y húmedas; 2- un segundo evento que constituye un recambio taxonómico y funcional en el que la fauna de metaterios se ajusta a nuevos parámetros ambientales más fríos y áridos y 3- un tercer evento de reducción en la diversidad como consecuencia de la abrupta caída de las temperaturas ambientales. El primero de ellos corresponde al intervalo Itaboraiense- Fauna de Paso del Sapo, en el cual la diversidad alcanza valores máximos (56 en el Itaboraiense y 40 en la fauna de Paso del Sapo). Los intervalos correspondientes al Riochiquense y al Vaquense se consideran anomalías en el número de especies debido a efectos de muestreo. Este primer evento ocurre bajo condiciones climáticas cálidas ( $TMA > 19^{\circ}\text{C}$ ) y húmedas ( $PMA > 170 \text{ mm}$ ) (Figs. 16.1 y 16.2).

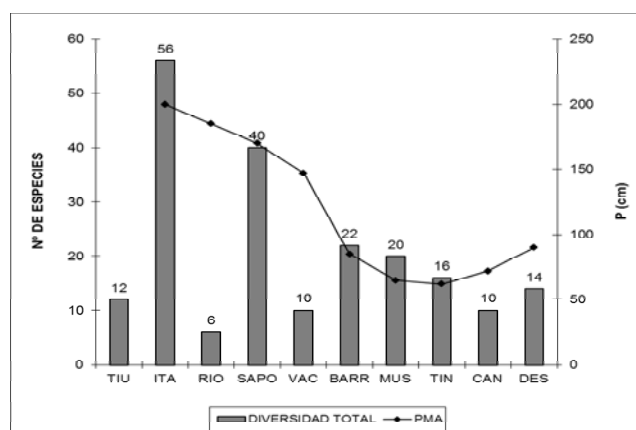


Figura 16.4 Evolución de la diversidad total en función de las PMA (extrapoladas de Hinojosa, 2005).

El segundo evento de recambio taxonómico y funcional corresponde al intervalo comprendido entre la subedad Barranquense y la edad Tinguiririquense. En este intervalo la diversidad fluctúa en

alrededor de 20 especies por lapso temporal, a excepción de la Edad Tinguiririquense en la que se registran 16 especies. Este período está caracterizado por TMA iguales o inferiores a 18°C y por PMA por debajo de los 100 cm. Los valores más bajos de diversidad de la edad Tinguiririquense reflejan el inicio de la caída abrupta de las TMA, las que tendrán su mínimo en el oligoceno temprano post-Tinguiririquense (Fauna de La Cantera).

El tercer evento, en este caso de extinción, corresponde a la brusca reducción en la diversidad registrada en tiempos de la asociación faunística de La Cantera. A diferencia de otros intervalos, cuyas anomalías podrían ser consecuencia de deficiencias metodológicas del muestreo, aquí la diversidad extremadamente baja de metaterios ocurre en un sitio ampliamente prospectado, estudiado con métodos de lavado y tamizado de sedimentos. En este caso, la reducción en la diversidad de metaterios está asociada a uno de los cambios climáticos y ambientales más críticos del Cenozoico. Las caídas de las TMA están asociadas a una disminución abrupta de las temperaturas medias globales como consecuencia del englazamiento antártico permanente y el establecimiento definitivo de la Corriente Circumpolar Antártica (véase el Capítulo 6). En los ambientes continentales del Cono Sur de América del Sur, las TMA y de las PMA alcanzan valores mínimos de 15°C y 72 cm respectivamente (Figs. 16.4 y 16.5).

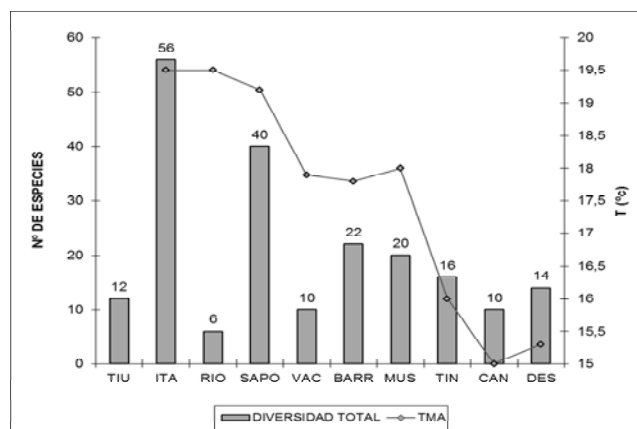


Figura 16.5 Evolución de la diversidad total de Metatheria en función de las TMA (extrapoladas de Hinojosa, 2005).

Este período corresponde al más frío y árido del Paleógeno y tuvo consecuencias drásticas sobre las asociaciones de metaterios de América del Sur, particularmente de Patagonia. La abrupta reducción en la diversidad es la evidencia más directa que, además, tiene un correlato composicional que se analiza en los siguientes apartados.

La curva de diversidad comienza nuevamente a ascender durante la edad Deseadense en respuesta al aumento, aunque ligero, de las TMA y las PMA y la composición taxonómica de esta asociación es completamente distinta a la de las asociaciones pre-crisis.

## RIQUEZA DE ESPECIES POR EDAD MAMÍFERO A NIVEL DE ÓRDENES Y SUBÓRDENES

Los “Ameridelphia” constituyen un “grupo” particularmente diverso en la primera radiación ocurrida entre la edad Itaboraiense y la fauna de Paso del Sapo. Alcanzan su mayor diversidad durante los intervalos Tiupampense, Itaboraiense y el correspondiente a la Fauna de Paso del Sapo. Los Polydolopimorpiformes constituyen el segundo agrupamiento más rico en término de número de especies durante el Paleógeno. Su diversidad se mantiene relativamente constante hasta la edad Tinguiririquense, para luego decaer hacia el límite Eoceno-Oligoceno (Fauna de la Cantera). Los Bonapartheriiformes son también muy diversos durante el Paleógeno, constituyendo el tercer orden en importancia en cuanto a número de especies; su distribución cronológica es relativamente constante. Los Paucituberculata se registran a partir de la edad Itaboraiense, pero son más diversos a partir de la edad Mustersense. Los Microbiotheria son de diversidad relativamente baja y constante a lo largo del Paleógeno. Tienen su primer registro en la edad Tiupampense y su último registro paleógeno en la Fauna de La Cantera (Figura 16.6). (Sin embargo, los Microbiotheria vuelven a ser abundantes a comienzos del Mioceno [Edad Colhuehuapense], motivo por el cual su ausencia en niveles deseadenses parece obedecer, más probablemente, a una deficiencia del registro). Los Sparassodonta se registran por primera vez en la edad Itaboraiense y se mantienen con diversidad baja hasta la Subedad Barranquense, donde muestran un incremento; finalmente en la Edad Deseadense muestran la mayor riqueza de especies de todo el Paleógeno (Figura 16.6).

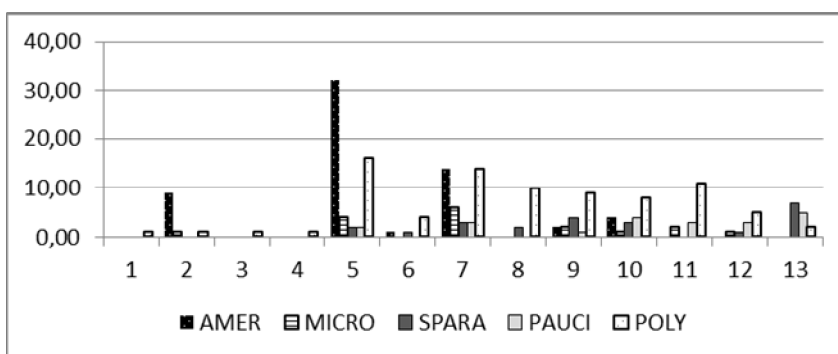


Figura 16.6a. Riqueza de especies para los cinco agrupamientos de Metatheria del Paleógeno de América del Sur. Referencias: AMER, “Ameridelphia”; MICRO, Microbiotheria; SPARA, Sparassodonta; PAUCI, Paucituberculata; POLY, Polydolopimorphia.

## RIQUEZA ESPECÍFICA INTRAORDINAL

### “Ameridelphia”

Los “Ameridelphia” muestran diferencias en la composición taxonómica a nivel de familia entre la Edad Tiupampense y los restantes intervalos cronológicos del Paleógeno. Solamente la familia Peradectidae persiste en las edades subsiguientes; las restantes (Jaskadelphidae, Pucadelphyidae y Mayulestidae) son exclusivas de Tiupampa. La edad Itaboraiense está dominada por los Protodidelphidae y los Derorhynchidae seguidos por los Peradectidae, los Sternbergidae y los Caroloaemeghiniidae (Figura 16.7). La fauna de Paso del Sapo muestra grandes cambios con respecto a la precedente: todos los grupos excepto los Derorhynchidae, experimentan una disminución en el número de especies. Hacia la

Subedad Barranquense sólo persisten los Caroloameghiniidae, mientras que para la Edad Mustersense se registra exclusivamente un Herpetotheriidae.

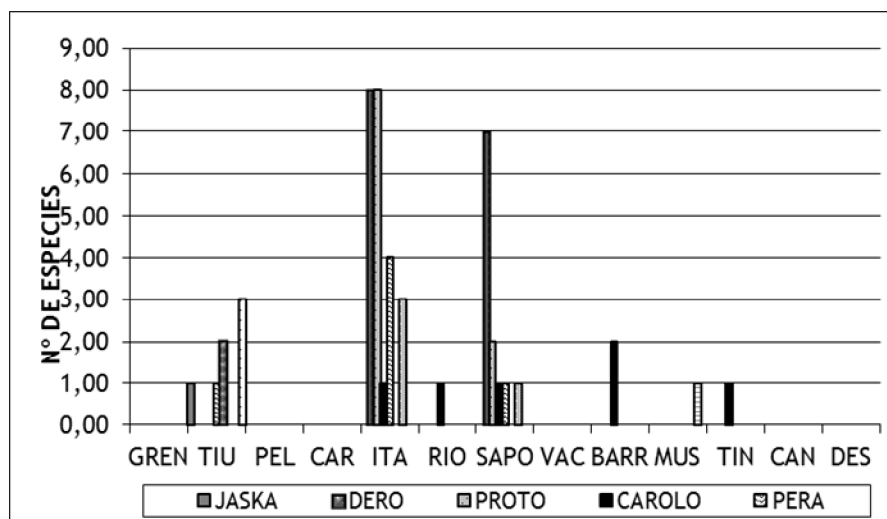


Figura 16.7. Riqueza de especies para las familias del agrupamiento no natural "Ameridelphia". Referencias: JASKA, Jaskhadelphidae; DERO, Derorhynchidae; PROTO, Protodidelphidae; CAROLO, Caroloameghiniidae; PERA, Peradectidae; MAYU, Mayulestidae; STERN, Sternbergiidae; HERPE, Herpetotheriidae; PUCA, Pucadelphidae.

#### Sparassodonta

Los Sparassodonta están representados en la edad Tiupampense por *Allkoquirus*, un taxón *incertae sedis* (véase Forasiepi, 2009). En la edad Itaboraiense se registran dos especies basales al orden (Figura 16.8). En la fauna del Paso del Sapo aparecen, con una especie cada una, las familias Hatlhiacynidae y Borhyaenidae. El siguiente registro corresponde al de la Subedad Vaquense con una especie de Proborhyaenidae. El intervalo Barranquense muestra, además de un predominio de las especies de Proborhyaenidae, la aparición de una especie basal de Borhyaenidae y de dos Sparassodonta basales. La Edad Mustersense muestra, con respecto al intervalo precedente, la aparición de una especie de Sparassodonta *incertae sedis*. En la fauna de La Cantera se registra un Brohyaenoidea basal. El Deseadense muestra la mayor diversidad de todo el Paleógeno, con siete especies referibles a Borhyaenoidea basales, Hatlhiacynidae y Proborhyaenidae (Figura 16.8).

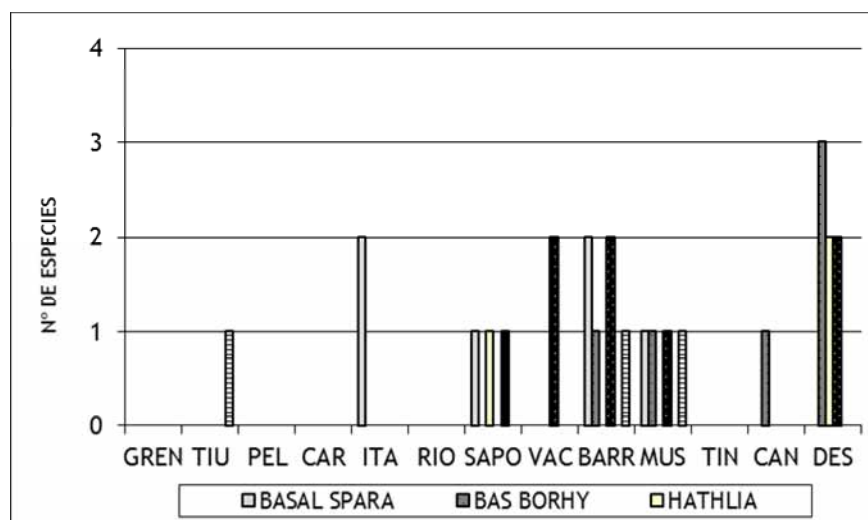


Figura 16.8. Riqueza de especies para las familias del orden Sparassodonta. Referencias: BASAL SPARA, Sparassodonta basales; BASAL BORHY, Borhyaenoidea basales; HATHLIA, Hathliacyniidae; PROBO, Proborhyaenidae; BORH, Borhyaenidae; INC. SEDIS, Sparassodonta *Incertae sedis*.

#### Paucituberculata

El primer registro de Paucituberculata basal corresponde a la Edad Itaboraiense. Posteriormente se registran nuevos taxones basales en la Fauna de Paso del Sapo. Recién hacia el Eoceno tardío (Subedad Barranquense) se registra el primer Pichipilidae. Algunas especies basales al clado Palaeothentidae + Abderitidae aparecen en el Mustersense, que es la edad con mayor diversidad de paucituberculados del Paleógeno (Figura 16.9). El Tinguiririquense contiene taxones basales al orden y al clado Palaeothentidae + Abderitidae. El Deseadense registra el primer Palaeothentidae, un probable Caenolestidae y continúan registrándose algunos taxones basales (Figura 16.9).

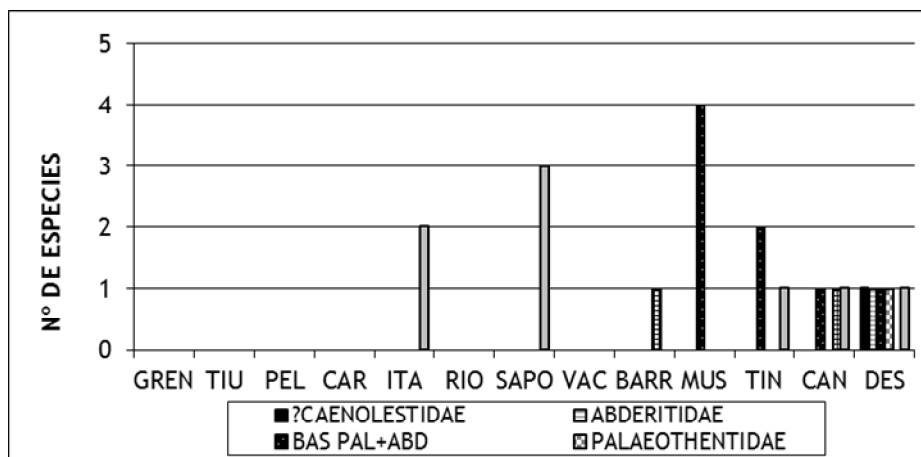


Figura 16.9. Riqueza de especies para las familias del orden Paucituberculata. Referencias: BAS PAL+ABD, taxones basales al clado Palaeothentidae + Abderitidae; PAUCI BASAL, taxones basales al orden Paucituberculata.

#### Microbiotheria

Los Microbiotheria se registran tempranamente en la Edad Tiupampense con la familia Microbiotheriidae. Hacia el Itaboraiense se registran también los Woodburnodontidae, que además

dominan en número de especies (Figura 16.10). En la fauna de Paso del Sapo la relación se invierte y los Microbiotheriidae son más diversos. En las SALMAS subsiguientes del Paleógeno los Woodburnodontidae dejan de registrarse y sólo se conocen Microbiotheriidae para las distintas asociaciones (Figura 16.10).

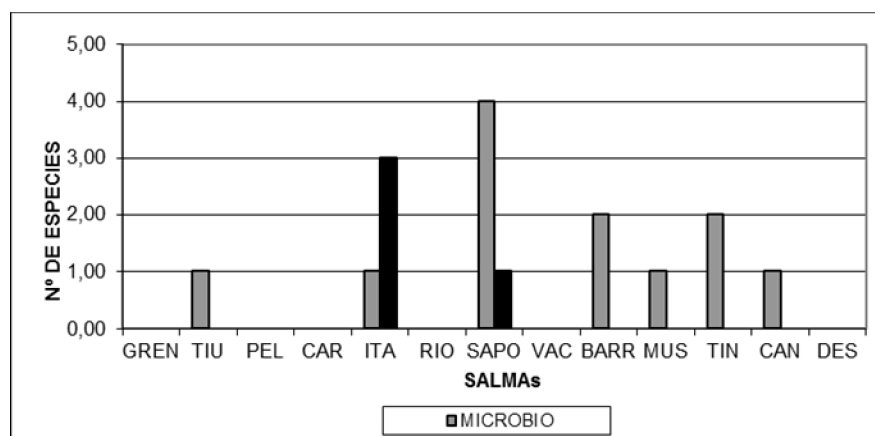


Figura 16.10. Riqueza de especies para las familias del orden Microbiotheria. Referencias: MICROBIO, Microbiotheriidae; WOODBUR, Woodburnodontidae.

#### Polydolopimorphia Polydolopiformes

Los Polydolopiformes están integrados por la familia Polydolopidae y por *Roberthoffstetteria*, un Polydolopiforme basal que representa el registro de la Edad Tiupampense. Los Polydolopidae se registran en casi todas las edades del Paleógeno y tienen dos momentos de máxima diversidad: el primero hacia fines del Eoceno temprano (asociación de Paso del Sapo); el segundo hacia el Eoceno tardío (Subedad Barranquense) (Figura 16.11). La caída en el número de especies entre ambos picos de diversidad se debe a que las faunas de Lumbrera y Divisadero Largo son extra-Patagónicas; los Polydolopidae son una familia restringida a Patagonia y Antártida, de manera que la riqueza de los Polydolopidae debe seguir probablemente una distribución unimodal con el máximo en el Eoceno medio.

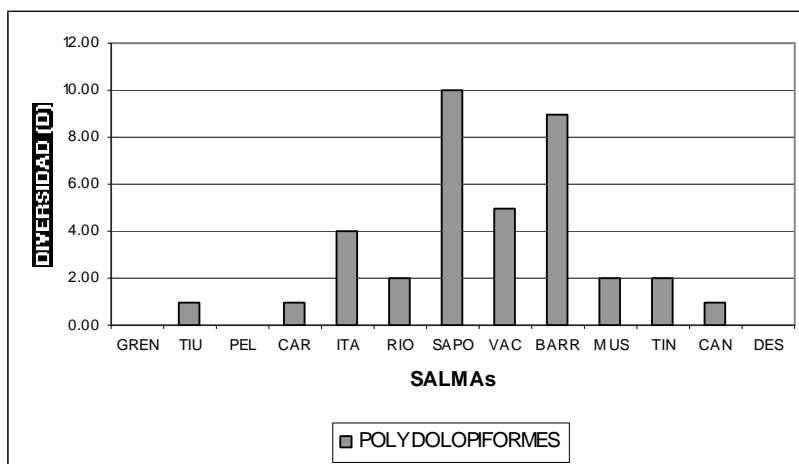


Figura 16.11. Diversidad de Polydolopimorphia Polydolopiformes. Riqueza de especies por edad.

### Polydolopimorphia Bonapartheriiformes

Los Bonapartheriiformes muestran dos máximos en la diversidad de especies a lo largo del Paleógeno, representativos de la distribución cronológica de sus dos superfamilias: Bonapartherioidea y Argyrolagoidea. Los Bonapartherioidea son los responsables de ambos máximos en la riqueza de especies del suborden que ocurren en las edades Itaboraiense y Tinguiririquense (Figuras 16.12 y 16.13). Entre los Bonapartherioidea, los Bonapartheriidae son la familia con mayor número de especies en el Itaboraiense y se registran desde la edad Peligrense hasta la Mustersense. La familia Gashterniidae se registra desde el Itaboraiense hasta la Fauna de Paso del Sapo. La familia Rosendolopidae tiene su primer registro en la Fauna de Paso del Sapo y se extiende hasta la Fauna de la Cantera, siendo particularmente diversa en la Edad Tinguiririquense, en la que dominan en número de especies por sobre las restantes familias (Figura 16.12). Los Prepidolopidae aparecen en la Fauna de Paso del Sapo y se registran hasta el Mustersense, teniendo su máximo número de especies en la Fauna de Lumbrera.

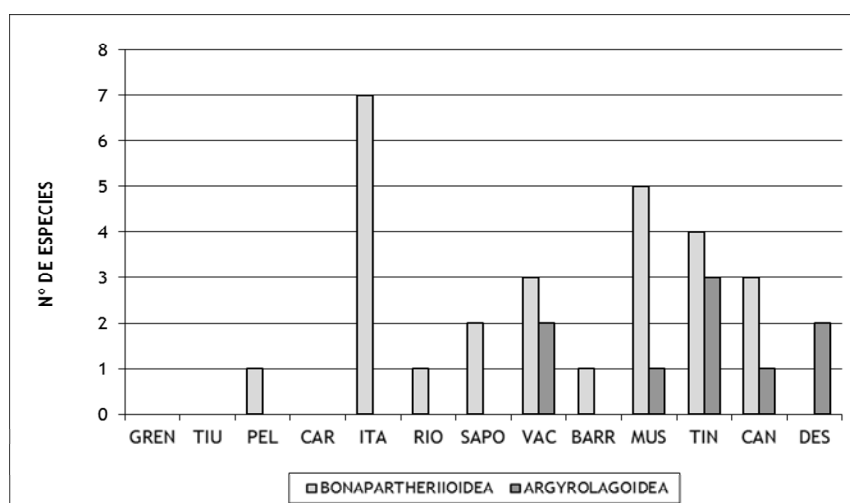


Figura 16.12. Bonapartheriiformes. Riqueza de especies por edad para cada superfamilia.

En el caso de los Argyrolagoidea, estos alcanzan su primer registro (con los Groeberiidae) en la Fauna de Divisadero Largo (Subedad Vaquense). Los registros posteriores para la superfamilia se circunscriben a los Argyrolagoidea generalizados, los que están presentes desde la edad Mustersense hasta la fauna de La Cantera. La familia Argyrolagidae se registra por primera vez en el Deseadense y ese constituye el único registro paleógeno para la familia (Figura 16.13).



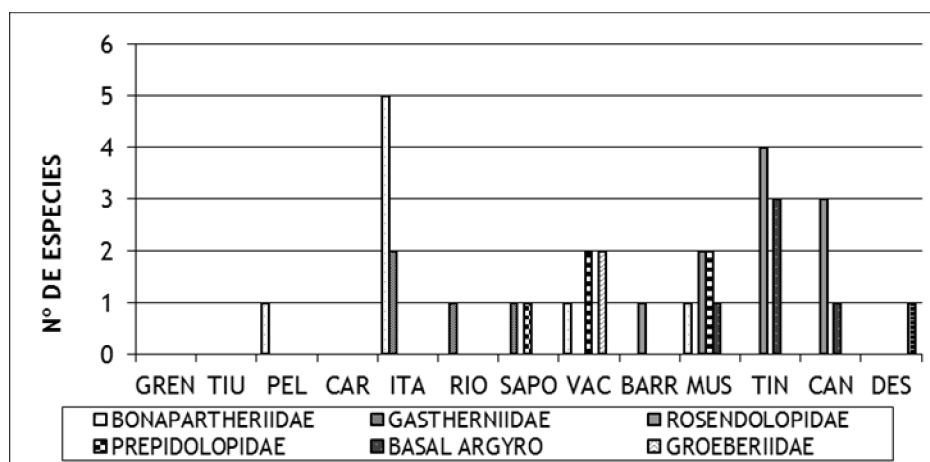


Figura 16.13. Bonapartheriiformes. Riqueza de especies por edad para cada familia.

### PATRONES GEOGRÁFICOS EN LA DIVERSIDAD TAXONÓMICA DE LOS METATHERIA DURANTE EL PALEÓGENO

Algunos intervalos temporales están representados en América del Sur por localidades ubicadas en distintas regiones geográficas. Estas diferencias en la ubicación geográfica tienen su correlato en la composición taxonómica de las faunas coetáneas. La SALMA Itaboraiense (Eoceno temprano) está representada en Patagonia por el Yacimiento Las Flores (Chubut) y en Brasil por la localidad de Sao José de Itaboraí (Niteroi). La diferencia más notoria entre ambas localidades es la presencia en Las Flores de diversas especies de la familia Polydolopidae (Polydolopiformes), los que constituyen el 35 % de las especies de metaterios de la localidad, mientras que en Itaboraí están completamente ausentes (Figura 16.14).

Los Bonapartheriiformes representan un porcentaje mucho menor de la fauna de metaterios en Patagonia (3%) con respecto a Brasil (11%) (Figuras 16.14 a y b). Los “Ameridelphia” representan el 48% de la fauna de metaterios en Patagonia mientras que en Brasil ese porcentaje asciende al 77% de las especies. Los Microbiotheria y los Sparassodonta presentan diferencias leves en el porcentaje de representación dentro de cada localidad (Figuras 16.14 a y b).

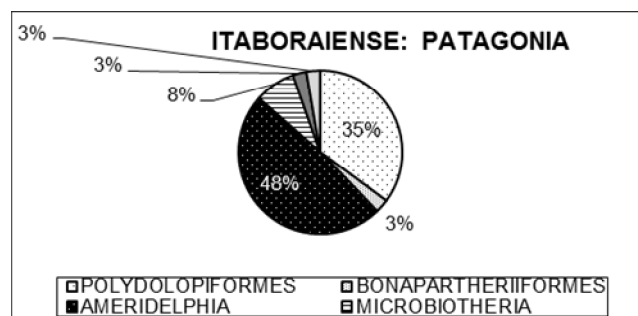


Figura 16.14 a. Representación porcentual de los distintos grupos de metaterios paleógenos en la localidad de Las Flores (Patagonia; Edad Itaboraiense).

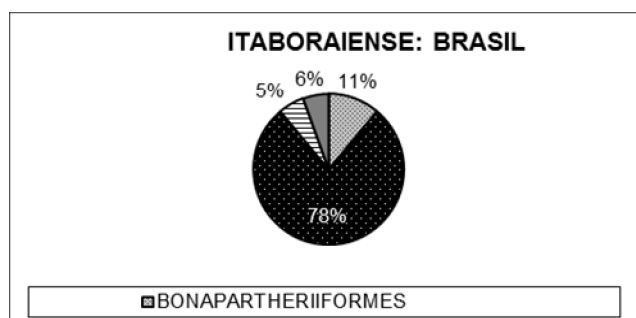


Figura 16.14b. Representación porcentual de los distintos grupos de metaterios paleógenos en la localidad de Sao Jose de Itaboraí (Brasil; Edad Itaboraense).

La fauna de Paso del Sapo (Eoceno medio) contiene dos asociaciones geográficamente distantes: las localidades de Paso del Sapo (Chubut) y las de la Formación La Meseta (Antártida). La diferencia más llamativa entre ambas es la ausencia de los Sparassodonta y los Paucituberculata en las asociaciones de Antártida y su presencia como elementos importantes de la fauna de metaterios de Patagonia (Figuras 16.15 a y b). Una segunda diferencia es la menor representación que los “Ameridelphia” tienen en las asociaciones antárticas con respecto a las Patagónicas. Finalmente, los Polydolopiformes y los Microbiotheria están mejor representados en la fauna de metaterios de Antártida con respecto a la de Paso del Sapo. La fauna de Antártida presenta entre los Polydolopidae al género endémico *Antarctodolops*.

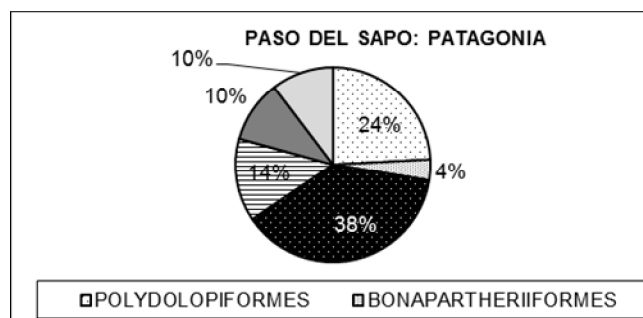


Figura 16.15 a. Representación porcentual de los distintos órdenes de metaterios paleógenos en la asociación de Paso del Sapo s.s. (Patagonia; Eoceno temprano a medio).

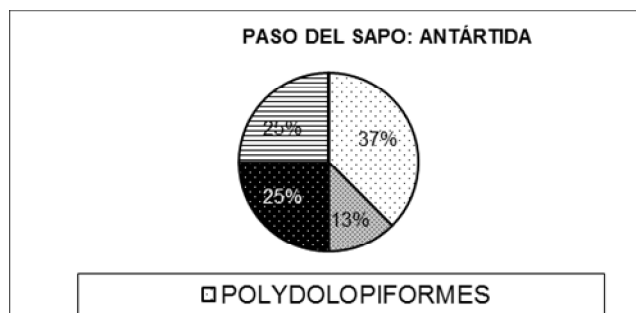


Figura 16.15 b. Representación porcentual de los distintos órdenes de metaterios paleógenos en la asociación de La Meseta (Antártida; Eoceno temprano a medio).

La edad Mustersense presenta también localidades disyuntas. Las localidades de Patagonia acusan diferencias composicionales con respecto a las del noroeste mucho más ricas en cuanto a taxones de jerarquía ordinal se refiere (se incluye entre las asociaciones del Noroeste a la fauna de Santa Rosa; véase más arriba). En Patagonia hay una representación equitativa entre los Polydolopiformes, Bonapatheriiformes y Sparassodonta (Fig. 16.16a), mientras que los Paucituberculata son menos abundantes. En las asociaciones del noroeste, los Bonapatheriiformes dominan las asociaciones seguidos por los Paucituberculata y los Sparassodonta. Los restantes agrupamientos son minoritarios en la asociación.

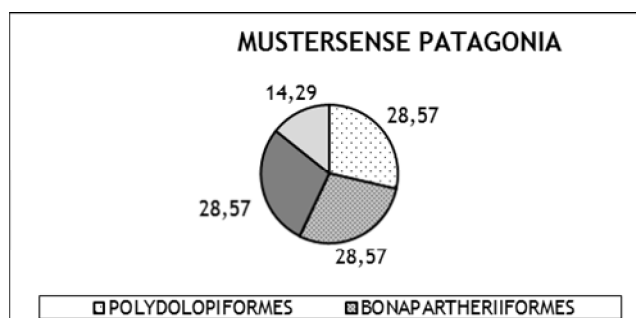


Figura 16.16 a. Representación porcentual de los distintos órdenes de metaterios paleógenos en la edad Mustersense (Patagonia; Eoceno tardío).

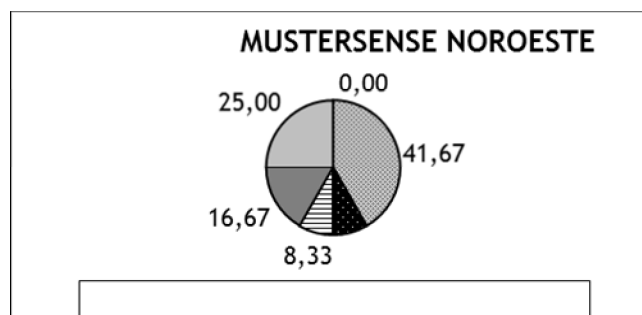


Figura 16.16 b. Representación porcentual de los distintos órdenes de metaterios paleógenos en la edad Mustersense (Noroeste; Eoceno tardío).

La edad Deseadense también exhibe distribuciones geográficas disyuntas. Las asociaciones de Patagonia están exclusivamente compuestas por los órdenes Sparassodonta y Paucituberculata, siendo los primeros el grupo taxonómico dominante (Fig. 16.17a). En las asociaciones extra-patagónicas, los Sparassodonta continúan dominando las asociaciones pero en porcentajes menores. Además de los Paucituberculata también se hallan representados los Bonapatheriiformes (Fig. 16.17b).

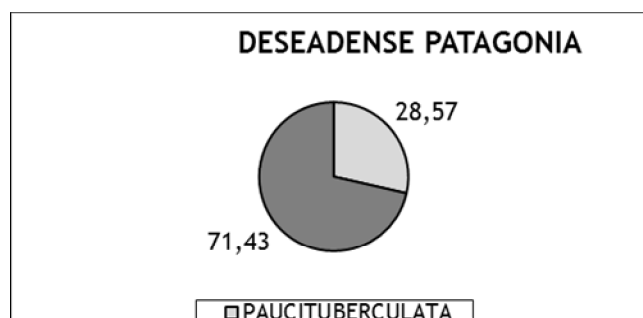


Figura 16.17 a. Representación porcentual de los distintos órdenes de metaterios paleógenos en la edad Deseadense (Patagonia; Oligoceno tardío).

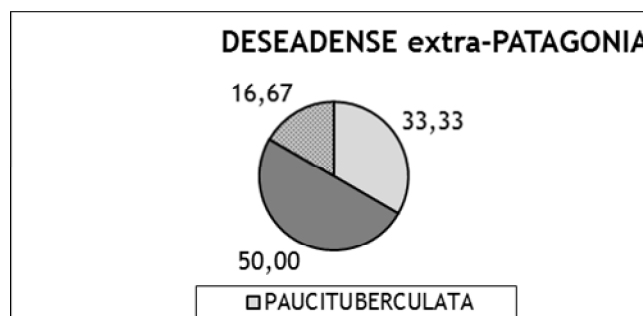
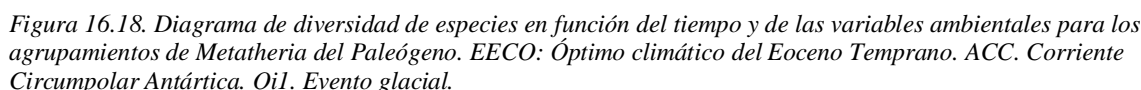


Figura 16.17 b. Representación porcentual de los distintos órdenes de metaterios paleógenos en la edad Deseadense (Extra-Patagonia; Oligoceno tardío).

## EVENTOS MACROEVOLUTIVOS

El espectro de diversidad de especies a nivel ordinal y en función del tiempo (Fig. 16.18) ha permitido identificar patrones macroevolutivos para cada agrupamiento del Paleógeno. Los “Ameridelphia” experimentan un proceso de radiación adaptativa (*sensu* Ridley, 2004) durante el lapso Paleoceno-Eoceno temprano, cuyo acmé se verifica durante la edad Itaboraiense. Durante el Eoceno temprano-medio (Fauna de Paso del Sapo) se produce una reducción en la diversidad en la cual el número de especies se reduce a la mitad. Durante los intervalos posteriores los “ameridelfios” se vuelven más escasos y desaparecen definitivamente del registro luego de la edad Tinguiririquense (Fig. 16.18). Los “ameridelfios” experimentan su radiación adaptativa durante el Óptimo Climático del Eoceno Temprano (EECO) y declinan su diversidad conforme disminuyen las temperaturas y las precipitaciones. El evento de enfriamiento global Oi1 marca la extinción definitiva de este grupo de metaterios generalizados.

Los Polydolopimorphia Polydolopiformes exhiben un proceso de radiación durante el Eoceno temprano, alcanzando su acmé durante el lapso correspondiente a la Fauna de Paso del Sapo (Fig. 16.18).



Los Bonaparteriiformes exhiben un patrón similar al de los Polydolopiformes, con un evento de radiación durante el Eoceno temprano (Itaboraiense) y un subsiguiente evento de estabilidad en la diversidad que se extiende hasta el Eoceno más tardío-Oligoceno temprano (Tinguiriquense) (Fig. 16.18). Los bonaparteriiformes de la primera mitad del Paleógeno están adaptados a condiciones climáticas cálidas y húmedas y ocupan un amplio rango de nichos tróficos que incluye tipos frugívoros, granívoros y folívoros estrictos. Para la segunda mitad del Paleógeno, cuando las condiciones ambientales son más templadas y más secas, el recurso trófico preferencial para las especies del grupo es

la granivoría y/o granivoría/folivoría. La diferencia sustancial entre ambas etapas de la evolución del suborden está dada por la composición taxonómica intraordinal. Mientras que en la primera mitad del Paleógeno es dominada casi exclusivamente por los Bonapartheriioidea, la segunda mitad es compartida con las especies de la superfamilia Argyrolagoidea, grupo que persiste luego de la crisis ambiental del límite Eoceno-Oligoceno. Hacia fines del Paleógeno, los Bonapartheriioidea se ha extinguido y los Argyrolagoidea constituyen los únicos Polydolopimorphia que persisten durante el Neógeno. El suborden Bonapartheriiformes experimenta un reemplazo taxonómico entre las dos superfamilias que lo constituyen; sin embargo, este recambio no tiene un correlato funcional ya que las adaptaciones morfológicas para la granivoría y la folivoría ya estaban presentes en el stock de bonapartheriiformes del Eoceno temprano. Los tipos más estrictamente frugívoros, sin embargo, desaparecen progresivamente y ya no se los registra luego de la Edad Tinguiririquense.

Los Microbiotheria presentan un patrón relativamente estable en cuanto a la diversidad de especies (Fig. 16.18). Ellos tienen un registro tanto Paleógeno como Neógeno, persistiendo incluso en la actualidad. El evento de radiación adaptativa tiene lugar durante el Eoceno temprano a medio, con su acmé durante el lapso correspondiente a la Fauna de Paso del Sapo. Los lapsos posteriores a este intervalo, durante el Paleógeno, atestiguan una estabilidad en la diversidad de especies del orden. La radiación de este grupo está asociada a los ambientes cálidos y húmedos del Eoceno temprano a medio y sus preferencias tróficas están relacionadas con la frugivoría/insectivoría. Sin embargo, aunque los ambientes se vuelven progresivamente más templados y secos, los microbioterios se mantienen estables en su diversidad y en sus tipos tróficos. Esta permanencia cronológica está, sin embargo, restringida a la familia Microbiotheriidae, ya que los Woodburnodontidae están confinados al Eoceno temprano-medio y especializados en dietas más estrictamente frugívoras.

Los Sparassodonta exhiben un proceso gradual de incremento en la diversidad; sin embargo su mayor radiación adaptativa ocurre en el Mioceno medio. En lo que respecta a su registro paleógeno, el mismo evidencia un primer evento de radiación durante la Subedad Barranquense y un segundo evento durante la edad Deseadense. El registro pre-Barranquense está constituido por especies de talla pequeña (1-2 kg), de hábitos predominantemente mesocarnívoros. Durante la edad Barranquense se produce la radiación inicial de los tipos hipercarnívoros, los que tendrán su máxima expresión durante el Deseadense. La mayoría de las especies barranquenses y posteriores son de talla grande (>10kg). La evolución de los tipos hipercarnívoros está claramente asociada al deterioro climático, la disminución en las precipitaciones medias anuales y la caída de las temperaturas.

El Orden Paucituberculata, de radiación primordialmente neógena, exhibe un patrón de diversidad relativamente estable durante el Paleógeno. Las especies de este orden están adaptadas a la insectivoría estricta y a la frugivoría/insectivoría; su radiación inicial está asociada a los ambientes cálidos y húmedos del Eoceno Medio (Fig. 16.18). Sin embargo, este grupo se mantuvo con diversidades bajas y dentro de los mismos nichos tróficos hasta el Mioceno, cuando experimentó su mayor radiación adaptativa.

Cuando se analiza la diversidad total para los Metatheria paleógenos se observa un patrón muy interesante. El lapso Eoceno temprano a medio constituye el momento de mayor radiación adaptativa para el conjunto de metaterios. Todas las agrupaciones taxonómicas ya están diferenciadas y los agrupamientos que luego dominarán durante el resto del Paleógeno experimentan su radiación adaptativa durante este lapso temporal. El lapso correspondiente a la subedad Barranquense constituye un segundo evento de importancia en la evolución del conjunto, ya que marca el ajuste de los distintos grupos taxonómicos a las nuevas condiciones ambientales, caracterizadas fundamentalmente por una caída de las PMA por debajo de los 100 cm (Fig. 16.18). Los linajes que logran adaptarse (i.e. Polydolopiformes y Bonapartheriiformes), exhiben recambios taxonómicos y/o funcionales de carácter intraordinal, en ocasiones asociados a modificaciones clinales del tamaño corporal como respuesta a la disminución de las temperaturas (e.g. Polydolopidae). Adicionalmente, la subedad Barranquense marca la radiación inicial de un grupo trófico indicador de ambientes más abiertos, los hipercarnívoros de tamaño grande (Sparassodonta). Los grupos taxonómicos que logran ajustarse a las variaciones en los parámetros climáticos declinan ostensiblemente hasta su extinción (i.e. “Ameridelphia”).

El evento más crítico de todo el Paleógeno lo constituye el límite Eoceno-Oligoceno, que marca la caída abrupta de las temperaturas en ambientes mucho más áridos en relación a aquellos desarrollados durante el EECO. En este lapso ocurre una verdadera extinción masiva con recambio posterior en el contexto de los Metatheria, que ha sido ampliamente documentada también para otros grupos de mamíferos en otras regiones del mundo (Collinson y Hooker, 1987; Prothero, 1994; Hooker, 2000). Goin et al. (2010) han denominado “Bisagra Patagónica” a la expresión regional a este evento de características globales (véase el Capítulo 10). Esta “bisagra” constituye un evento macroevolutivo claramente asociado con las variables físicas y ambientales. Al igual que para los anteriores procesos de radiación y recambio, los eventos de extinción del límite Eoceno-Oligoceno sugieren que la historia evolutiva de los metaterios en América del Sur responde a un modelo de recambio por pulsos (Vrba, 1985) o “hipótesis de Court Jester” (Barnosky, 2001). En síntesis, las perturbaciones en la estabilidad de las comunidades inducidas por los cambios climáticos (variaciones en las PMA y TMA) parecen ser los principales factores que regularon la historia ecológica y evolutiva de los Metatheria en América del Sur.

## PARTE IV: DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

### CAPÍTULO 17. DISCUSIÓN

#### ECOMORFOLOGÍA: POTENCIALIDADES Y LIMITACIONES DE LA TÉCNICA

La aplicación de técnicas ecomorfológicas al registro fósil de metaterios permite inferir, con un grado razonable de confiabilidad, la dieta de especies extintas. El estudio conjunto de la morfología molar en su sentido tradicional, el análisis de desgaste y/o morfométrico de la dentición y la estimación de la masa corporal, permiten establecer criterios de decisión basados en fuentes de evidencia relativamente independientes que robustecen la estimación paleodietaria.

Las técnicas aquí aplicadas tienen la ventaja adicional de que pueden utilizarse con requerimientos tecnológicos mínimos que, esencialmente, se restringen a una lupa binocular con cámara clara (o cámara digital incorporada) y al uso de un calibre digital. Otra ventaja importante es que, en caso de no contar con los materiales originales, se puede trabajar sobre calcos y/o fotografías. Esto tiene particular importancia cuando se trabaja con muestras grandes cuyos especímenes están distribuidos en distintos museos del mundo. Finalmente, el objeto de estudio son los dientes, los restos más abundantes disponibles para los distintos grupos de mamíferos extintos. En el caso de los metaterios paleógenos sudamericanos, los restos dentarios aislados constituyen de hecho la mayor parte del registro. Esto obedece a la propia naturaleza del muestreo y prospección fosilífera en el campo que, en forma creciente, ha consistido en la realización de concentrados sedimentarios y posterior “picking” de los mismos bajo lupa binocular. Como resultado, los restos más frecuentes obtenidos a partir de la aplicación de estas técnicas son dientes aislados, mayormente molares.

Con respecto a las desventajas en el uso de la técnica, quizá la más importante es la propia naturaleza del desgaste molar. En este trabajo se utilizaron para el análisis cuantitativo, especímenes con estadíos de desgaste moderado en el que todas las facetas pueden visualizarse con claridad. Este hecho restringe la posibilidad de estudiar aquellos ejemplares con un grado más avanzado de desgaste. Sin embargo, la utilización conjunta de distintas fuentes de evidencia permite solucionar, al menos en parte, esta problemática. En este sentido, la mayor robustez de las técnicas ecomorfológicas radica precisamente en el aprovechamiento máximo de la información contenida en los especímenes. En este trabajo se ha procurado extraer la máxima información posible en cada caso particular y las dietas se han establecido integrando la evidencia disponible en cada caso.

Una limitación más general concierne a la propia naturaleza del registro. Esta limitación, por supuesto, es aplicable a todo el análisis paleontológico, y no sólo a los estudios ecomorfológicos. Por un lado, debe tenerse en cuenta que la representación taxonómica de los metaterios sudamericanos es desigual, precisamente por la naturaleza de los muestreos que han sido realizados históricamente. Un caso ejemplificador lo constituyen los Metatheria de la Edad-mamífero Riochiquense (Eoceno temprano). Históricamente, las prospecciones fosilíferas realizadas en niveles de edad Riochiquense han consistido en la prospección en el campo a ojo desnudo, no habiéndose aplicado aún en los niveles de esta edad las técnicas de concentrado sedimentario. Como consecuencia, existe un fuerte sesgo en el



registro en favor de los especímenes de tamaño moderado o grande (e.g., Borhyaenidae, Polydolopidae). Prácticamente no existen restos de metaterios de pequeño tamaño en el registro procedente de estos niveles. No parece casual que, en contrapartida, el registro de euterios (casi todos de tamaño moderado a grande) sea mucho más completo que el de los metaterios. A juzgar por el registro disponible procedente de niveles infra- y suprayacentes a los riochiquenses, debería esperarse que la asociación taxonómica de metaterios de esta edad representara no menos del 50% de la fauna, cosa que claramente no ocurre.

Un segundo problema relacionado con la naturaleza del registro es la desigual representación de las asociaciones faunísticas correspondientes a la parte austral del continente sudamericano (relativamente ricas) con respecto al registro conocido de latitudes bajas (absolutamente sub-representado). El registro patagónico es, lejos, el mejor conocido para todo el continente. Este sesgo es importante a la hora de evaluar las diferencias biogeográficas existentes entre las asociaciones sudamericanas de altas y bajas latitudes. Morrone (2002) propuso un esquema biogeográfico que reconoce la naturaleza dual de la biogeografía sudamericana: por un lado, la región Neotropical (Reino Holotropical), incluyendo la mayor parte de América del Sur excepto su porción austral y una estrecha faja andina de carácter transicional; por el otro, la Región Andina (Reino Austral) representada por la Patagonia y la Cordillera Austral. Goin et al. (en prensa a) hipotetizaron que esta divisoria biogeográfica resulta sumamente relevante en el análisis de las radiaciones de Metatheria en América del Sur. Para estos autores, el origen y diversificación de los Australidelphia (Microbiotheria, Polydolopimorphia y los grupos de Australasia) habría constituido un evento propio del Reino Austral. Las diferencias en la representación taxonómica de los metaterios de altas y bajas latitudes podrían responder a este esquema biogeográfico, lo que introduce un “ruido” adicional en el estudio de las categorías tróficas representadas en el registro.

Finalmente, las limitaciones del registro se hacen sentir en dos cuestiones adicionales: por un lado, la existencia de hiatos en la secuencia cronológica, particularmente en la del Paleoceno sudamericano; por el otro, e íntimamente relacionados con los comentarios realizados más arriba, los problemas aún pendientes de solución en la correlación biocronológica de distintas asociaciones faunísticas. Tal es el caso, por ejemplo, de la asociación paleógena de mamíferos procedente de Santa Rosa, en la Amazonia peruana. Los metaterios de Santa Rosa forman parte de una radiación Neotropical, aun muy pobremente conocida; algunos de los taxones allí representados (e.g., el *Wamradolops tsullodon*) son tan radicalmente distintos a los representantes australes de linajes equivalentes (en este caso, los Polydolopimorphia Bonaparthieriiformes) que cualquier intento de correlación se torna sumamente dificultoso. En su momento, Goin y Candela (2004) sugirieron una edad Eocena (*sensu lato*) para la fauna de Santa Rosa, sin descartar incluso una edad Oligoceno temprano para la misma. Sobre la base de esta y otras consideraciones, Campbell (2004) y Frailey y Campbell (2004) sugirieron una edad Eoceno medio-tardío (y, menos probablemente, Oligoceno temprano) para esta fauna. Esta asignación temporal fue criticada; Vucetich et al. (2010 y bibliografía citada) sugirieron para la asociación de Santa Rosa una edad Deseadense (Oligoceno tardío). Más recientemente, el descubrimiento de una nueva fauna paleógena correspondiente al tardío Eoceno medio (ca. 41 Ma), también en la Amazonia peruana

(localidad de Contamana; Antoine et al., 2011) permitió el reconocimiento de varios taxones en común con la asociación de Santa Rosa. Los mamíferos de Contamana son algo más generalizados que aquellos de Santa Rosa (Antoine et al., 2011). En consecuencia, resulta ahora razonable suponer una edad Eoceno tardío para esta última fauna. En la actualidad se encuentra bajo estudio una asociación taxonómica procedente de niveles del Miembro El Rosado de Gran Barranca, en Patagonia central (Eoceno tardío, Edad Mustersense; Goin y Zimicz, en preparación). Entre los representantes de la misma se ha reconocido un taxón de marsupial bonaparteriforme que comparte varios rasgos derivados con los de *Wamradolops*. *W. tsullodon* es, a su vez, el más abundante y distintivo de los Metatheria representados en Santa Rosa. Es por este motivo que, en este trabajo, se ha optado por referir tentativamente la asociación de Santa Rosa al ?Mustersense (Eoceno tardío).

Una última limitación, tampoco atribuible a las técnicas ecomorfológicas empleadas, se relaciona con la aun incompleta información taxonómica y filogenética de los linajes involucrados en el análisis. En el contexto de este trabajo, el caso más claro es el de los “Ameridelphia”, un agrupamiento no natural de grupos basales cuyo análisis filogenético comprehensivo está todavía pendiente. Si bien existen varios análisis realizados en los últimos años sobre taxones o grupos puntuales (véase el capítulo 2), el estudio integral de todos ellos aún no ha sido realizado.

## LAS FAUNAS DE METATERIOS EN EL CONTEXTO PALEOGEOGRÁFICO Y PALEOAMBIENTAL DEL PALEÓGENO SUDAMERICANO

La fauna de Tiupampa constituye la asociación de mamíferos más antigua de América del Sur hasta ahora conocida (Paleoceno temprano; véase Gelfo et al., 2009) [Si bien el mamífero cenozoico más antiguo exhumado hasta el momento, *Cocatherium lefipanum*, procede de niveles paleocenos de la Fm. Lefipán, ubicados inmediatamente por encima del límite Cretácico-Terciario (Goin et al., 2006), en sentido estricto no puede hablarse de una “fauna” de Lefipán ya que *Cocatherium* es, hasta el momento, el único registro conocido procedente de estos niveles]. La misma se desarrolló en el contexto de una cuenca de antepaís (ver Capítulo 5) asociada a ambientes lacustres y fluviales de alta sinuosidad que tuvieron lugar bajo un régimen climático cálido y húmedo (Sempère et al., 1997). Hacia el Paleoceno temprano, las regiones tropicales del continente sudamericano estaban ocupadas por bosques megatermales monzónicos (Morley, 2007) que se extendían sobre el Trópico desde la faja andina hasta el litoral atlántico y desde allí hacia el sur, bordeando el margen continental hasta la Cuenca del Salado e incluso hasta el sur del macizo Norpatagónico (véase la Figura 5.2.A). En este contexto paleoambiental, los metaterios exhiben tipos tróficos adaptados a estos ambientes tropicales. La fauna de Tiupampa está dominada por insectívoros de pequeño tamaño, aunque también incluye faunívoros (e.g., *Mayulestes*) o mesocarnívoros (e.g., *Allqokirus*) generalizados, de tamaño pequeño y hábitos arborícolas a escansoriales (Argot, 2004). Estos taxones habrían conformado el gremio de los mamíferos carnívoros de comienzos del Cenozoico. Los restantes mamíferos exhumados en Tiupampa son referibles a los órdenes Leptictida, Pantodonta, Condylarthra y Notoungulata (Muizon, 1991) los que, en conjunto,

constituyen no menos del 40% de la asociación de mamíferos y que ocuparon los nichos herbívoros, omnívoros e insectívoros (Rose, 2006).

Como se mencionó en el Capítulo 5, la cuenca andina de Bolivia mantuvo conexiones con aquellas del Grupo Salta durante casi todo el Paleógeno, relaciones que han sido sugeridas a partir de la probable correlación litológica de las unidades cretácicas y paleógenas de ambas cuencas (Marquillas et al., 2011). A su vez, la cuenca de Salta formó parte de una serie de cuencas de rift que se originaron en el Cretácico a partir de los aulacógenos del Colorado y el Salado (Benedetto, 2010). Sugestivamente, esta serie de cuencas cretácicas (Fig. 5.1 B) se dispone sobre una franja del territorio sudamericano que coincide ajustadamente con la Zona de Transición entre las regiones biogeográficas Andina (del Reino Austral) y Neotropical (del Reino Holotropical; Morrone, 2004a, b, 2006; véase la Fig. 5.2 B). La conexión entre Tiupampa y el litoral atlántico de la Plataforma Sudamericana estuvo dada por la red hidrográfica que drenaba hacia la cuenca del Paraná (Ribeiro, 2006) y que se mantuvo bajo el dominio de los bosques megatermales monzónicos hasta al menos el Eoceno temprano (Morley, 2007). Probablemente las vías de dispersión hacia la Patagonia debieron haber estado parcialmente vedadas por la presencia, ya desde el Cretácico tardío, del megadomo Norpatagónico o de Somuncurá (Ribeiro, 2006; Aragón et al., 2011).

La siguiente fauna más antigua del Cenozoico es la de Punta Peligro, localidad tipo de la Edad-mamífero Peligrense (véase Gelfo et al., 2009). Sólo dos especies de metaterios han sido exhumadas de estas capas, un Bonaparteriiforme y un Derorhynchidae (*Derorhynchus*; Bond et al., 1995; Goin et al., 2004). Ambos taxones representan tipos tróficos granívoros e insectívoros y su sitio exacto de procedencia no se conoce con exactitud, ya que los materiales de Punta Peligro están redepositados y aun no se han llevado a cabo estudios tafonómicos de esta asociación. Sin embargo, para el temprano Paleoceno medio la cuenca del Golfo San Jorge se hallaba en un período regresivo, caracterizado por el desarrollo de ambientes de manglar en los sectores costeros (Legarreta y Uliana, 1994). La fauna de Punta Peligro incluye algunos linajes de mamíferos de abolengo gondwánico como drioléstidos (Gelfo y Pascual, 2001), monotremas (Pascual et al., 1992) y gondwanaterios (Bonaparte et al., 1993; Pascual et al. 1999), además de condilartros (Gelfo y Pascual, 2001) de origen holártico.

La Zona de *Carodnia* está representada por un sólo metaterio (*Amphidolops yapa*) hallado en las capas asignables a la Formación Peñas Coloradas en la cuenca del Golfo San Jorge. Los ambientes que caracterizaron la depositación de esta unidad fueron sistemas fluviales de moderada o alta sinuosidad, con desarrollo de planicies dominadas por bosques pluviales templados a subtropicales (Raigemborn et al., 2009). En este contexto, aquí se han interpretado a las especies de *Amphidolops* como de hábitos probablemente frugívoros, con algún componente folívoro (véase el Capítulo 13). Los restantes mamíferos que caracterizan la Zona de *Carodnia* son ungulados de los órdenes Xenungulata y Litopterna (Bond et al., 1995; Gelfo et al., 2008) que ocuparon los nichos herbívoros.

La edad Itaboraiense (Zona de *Kibenikhoría*), que tiene su localidad tipo en la cuenca de Itaboraí (Brasil), está representada en Patagonia por el Yacimiento Las Flores en la cuenca del Golfo San Jorge. Los ambientes dominantes en ambas regiones geográficas están caracterizados por bosques

megatermales asociados a cursos de agua de moderada y alta sinuosidad con desarrollo de planicies (Medeiros y Bergqvist, 1999; Raigemborn et al., 2009). La composición trófica de las asociaciones de metaterios es muy similar entre ambas asociaciones. En ambas localidades están presentes las mismas categorías tróficas pero en proporciones distintas. Mientras en Brasil dominan los tipos insectívoros estrictos, en Patagonia los insectívoro/frugívoros constituyen el tipo trófico dominante. Los frugívoros estrictos ocupan el segundo lugar junto con los insectívoros estrictos en Patagonia, mientras que en Itaboraí se hallan en tercer lugar detrás de los insectívoro/frugívoros. Estas diferencias, sin embargo, no reflejan diferencias ecológicas importantes sino más bien diferencias en la composición taxonómica de ambas asociaciones. La única diferencia relativamente importante desde el punto de vista trófico entre Itaboraí y Las Flores es la presencia en esta última de un Sparassodonta hipercarnívoro, mientras que en la primera el gremio de los carnívoros está representado por una especie mesocarnívora (véase el Capítulo 14).

La mayor diferencia en la composición taxonómica de ambas asociaciones está dada fundamentalmente por la ausencia en Itaboraí de la familia Polydolopidae, el segundo taxón más rico en número de especies y el primero en abundancia de individuos en la asociación de Las Flores (Chornogubsky, 2010). Por lo demás, las similitudes en la composición taxonómica reflejan conexiones geográficas entre ambas localidades. Las vías de dispersión entre Patagonia y Brasil se vieron interrumpidas presumiblemente luego del levantamiento definitivo del Macizo Norpatagónico que constituyó el principal relieve positivo durante el Paleógeno en la Patagonia extra-andina (Aragón et al., 2011). Este levantamiento no tuvo lugar sino hasta el Eoceno medio (Fauna de Paso del Sapo), de modo que para la edad Itaboraiense las vías de dispersión entre Patagonia y el norte del continente estaban habilitadas, al menos parcialmente.

Una segunda diferencia (relacionada a la anterior) entre las asociaciones de metaterios de Las Flores e Itaboraí radica en el porcentaje relativo de “Ameridelphia” en cada una de las faunas. En la asociación de Las Flores, si bien existe un predominio de “Ameridelphia”, éstos constituyen algo menos de la mitad (48% del total de las especies) de la misma. En Itaboraí, por el contrario, los “Ameridelphia” representan el 77% (más de dos tercios) del total de las especies, un valor de diversidad relativa muy superior al de Las Flores. Esto concuerda con el contexto biogeográfico que enmarcó ambas asociaciones: mientras que la localidad de Las Flores ocurre en la Región Andina (Reino Austral), Itaboraí pertenece a la Región Neotropical (Reino Holotropical; Morrone, 2002). Se ha postulado que los “Ameridelphia” constituyen un agregado de linajes de radiación neotropical, mientras que los Australidelphia forman parte de una radiación típicamente austral (Goin et al., en prensa a).

Estos rasgos taxonómicos compartidos indican que una vía de comunicación entre ambas localidades debe haber existido previamente a la edad Itaboraiense para que los grupos de radiación neotropical se dispersaran hacia Patagonia y constituyeran un elemento dominante de la comunidad de metaterios. Sin embargo, el flujo de especies parece haber ocurrido con mayor énfasis hacia Patagonia y en menor medida desde Patagonia hacia el norte. Si el origen de los Microbiotheria y los Polydolopiformes es un evento del Reino Austral (Goin et al. en prensa a) entonces la migración desde

Patagonia hacia latitudes más bajas estuvo restringida exclusivamente al primer orden. Si hubo migración en un sentido, las barreras físicas si las había, no constituían un obstáculo insuperable. En tal sentido, Aragón et al. (2011) plantean que el macizo de Somuncurá se estableció como un filtro selectivo para el pasaje de especies entre un lado y el otro del mismo al menos hasta su emplazamiento definitivo en el Eoceno Medio como un relieve positivo de gran altitud (1200 m). Con respecto a los Polydolopidae, ellos ocuparon durante el Eoceno temprano a medio los nichos de los insectívoros frugívoros de tamaños pequeños y medianos, nichos en los cuales los “Ameridelphia” fueron altamente exitosos e incluso radiaron hacia los tamaños grandes. En este contexto, es probable también que los factores ecológicos y biogeográficos hayan jugado un rol importante en el confinamiento de los Polydolopidae a Patagonia y Antártida.

Con respecto al resto de los mamíferos, los ungulados nativos experimentan su primera radiación en los nichos claramente herbívoros ramoneadores de tamaños pequeños a medianos (Raigemborn et al., en preparación). Entre los tipos bunodontes se registran los Didolodontidae y Protolitopternidae; entre los bilofodontes se registran algunos Xenungulata; entre los bunolofontes aparecen los Notonychopidae, Trigonostylopidae, Henricosborniidae, Oldfieldthomasiidae e Interatheriidae y entre los lofoselenodontes se registran los Sparnotheriodontidae (Goin et al. en prensa b).

La edad Riochiquense, correspondiente a la Zona de *Ernestokenia* (Bond et al., 1995) está compuesta por una asociación de metaterios que ocupan los nichos de los insectívoro/frugívoros y folívoros de tamaños pequeños y medianos. Los ambientes de la cuenca del Golfo San Jorge no varían demasiado respecto de los interpretados para la edad precedente. Los ambientes de deposición de la Formación Koluel Kaike están caracterizados por sistemas fluviales de baja a moderada sinuosidad con depósitos aluviales y lacustres efímeros (Legarreta y Uliana, 1990). Los datos pleoflorísticos sugieren la presencia de manglares tropicales a subtropicales intercalados con bosques esclerófilos y selváticos hacia el interior del continente (Petriella y Archangelsky, 1975). Los metaterios ocupan nichos tróficos coincidentes con ambientes boscosos y húmedos. Los restantes mamíferos que conforman la asociación riochiquense son edentados (Dasypodidae), condilartros (Didolodontidae), notoungulados (Henricosborniidae, Isotemniidae, Interatheriidae, Oldfieldthomasiidae, Notostylopidae, Archeopithecidae y Archeohyracidae), litopternos (Protherotheriidae y Sparnotheriodontidae) y astrapoterios (Trigonostylopidae) (Bond et al., 1995) que ocuparon los nichos insectívoros y herbívoros de tamaños medianos y grandes.

La Fauna de Paso del Sapo está representada por dos asociaciones geográficamente disyuntas: Paso del Sapo (Patagonia) y La Meseta (Antártida). Los ambientes del Eoceno medio fueron ligeramente más fríos en Antártida que en Patagonia. Mientras en esta última los bosques megatermales dominaban las asociaciones, en Antártida los bosques eran templados, lluviosos con gran abundancia de coníferas y un claro dominio de la angiosperma *Nothofagus* (Gandolfo et al., 1998). Estos bosques se localizaban en las laderas de una cordillera que soportaba una variedad de ambientes desde alpinos a costeros (Reguero et al. 2002). En este contexto, las diferencias en la composición trófica de metaterios entre las dos

asociaciones resultan leves, siendo la fauna de La Meseta menos diversa. En Paso del Sapo los metaterios se diversifican principalmente en los nichos insectívoro/frugívoros, frugívoros estrictos e insectívoros estrictos, mientras que en La Meseta los tipos tróficos predominantes son los frugívoro/folívoros y los insectívoros (Fig. 15.4c). Quizá la diferencia más notable desde el punto de vista trófico sea la ausencia de metaterios carnívoros en La Meseta, los que sí están presentes en Paso del Sapo. Aunque en primera instancia las composiciones tróficas no difieren sustancialmente, en La Meseta se verifica un proceso de incremento latitudinal en la masa corporal de algunos taxones, conjuntamente con la disminución en las temperaturas. Los Microbiotheria, que en líneas generales se mantuvieron en Patagonia en masas corporales pequeñas a lo largo del Paleógeno (independientemente de las variaciones climáticas; véase el capítulo 13), en La Meseta están representados por una especie de Woodburnodontidae que superó el kilogramo de masa corporal (ver Capítulo 13). Adicionalmente, los Polydolopiformes de La Meseta fueron marsupiales de tamaño mediano (entre 700 y 800 g) y no se registran taxones pequeños como sí los hay en Paso del Sapo. Los restantes mamíferos que componen la asociación de La Meseta son taxones adaptados a ambientes más fríos que los de Patagonia para el Eoceno medio. Los ungulados están representados por sparoteriodontes y astrapoterios de hábitos herbívoros; los gondwanaterios están representados por un Sudamericidae de hábitos herbívoros (Goin et al., 2006); finalmente, los xenartros están representados por un Tardigrada, en lo que constituye el registro más antiguo de un Pilosa del mundo (Reguero et al., 2002). Los ungulados de La Meseta son bilofodontes hasta parcialmente selenodontes, adaptados al ramoneo sobre las partes verdes de la vegetación arbórea (folivoría). En tal sentido, tal como lo sugieren Reguero et al. (2002) los metaterios se habrían especializado en el recurso frugívoro e insectívoro mayormente, mientras que los ungulados, gondwanaterios y xenartros habrían explotado en mayor medida el recurso de la folivoría. Un rasgo adicional de la asociación de la Fm La Meseta es que la misma habría estado sometida, hacia el Eoceno medio, a períodos diarios de luz más cortos que los de Patagonia durante la estación invernal. De acuerdo a Reguero et al. (2002) la latitud de la Isla Seymour durante este lapso de tiempo habría sido cercana a los 63°S. Teniendo en cuenta el modelo de Forsythe et al. (1995) de estimación del lapso lumínico, para la latitud de 63 °S aproximadamente habrían ocurrido 143 días del año con menos de 10 horas de luz (con 52 días de 4 horas lumínicas) mientras que 185 días del año habrían contado con más de 12 horas de luz. De acuerdo con este modelo y considerando correcta la estimación de paleolatitud, no habrían ocurrido en la Isla Seymour, para el Eoceno medio, períodos de oscuridad absoluta tal como ocurren en la actualidad. Los efectos de la extensión lumínica de los días sobre los bosques polares han sido estudiados en relación a la concentración de CO<sub>2</sub> atmosférico (Beerling y Osborne, 2002). En el caso especial del género *Nothofagus* que domina la flora de La Meseta, la elevación en el contenido de CO<sub>2</sub> atmosférico durante los períodos otoñales con un máximo de 10 hs de luz genera un incremento en la fotosíntesis neta y una disminución en la respiración. Esto tienen importantes consecuencias sobre la productividad, ya que el tiempo de vida de las hojas está asociado a la absorción de carbono por fotosíntesis y la pérdida por respiración (Osborne y Beerling, 2000). Aunque no hay consenso aun sobre el contenido de CO<sub>2</sub> atmosférico para el Eoceno medio (Jahren, 2007), trabajos recientes indican una

relación directa entre el evento de calentamiento global del Eoceno medio (MECO) y un incremento notable en los niveles de CO<sub>2</sub> (Bijl et al., 2010; Pearson 2010). En este contexto y teniendo en cuenta que los dos taxones más abundantes en la fauna de La Meseta son los Polydolopiformes *Antarctodolops* (frugívoro/insectívoros) y los Sparnotheriodontidae (folívoros) (Reguero et al. 2002) es probable que su abundancia esté asociada a la gran productividad de los bosques de *Nothofagus*. Adicionalmente, la relación mutualista entre las epífitas que parasitan los árboles de *Nothofagus* (*Trysterix*) y los microbiotéridos ha sido documentada en la actualidad para el monito del monte (*D. gliroides*); probablemente, esta relación se haya originado tempranamente en el Paleógeno (Amico y Aizen, 2000).

Los metaterios de Paso del Sapo están dominados, desde el punto de vista taxonómico, por los “Ameridelphia” y los Polydolopiformes, los que representan el segundo grupo en importancia. A diferencia de la fauna de La Meseta, los Sparassodonta están presentes al igual que los Paucituberculata. Los datos paleoflorísticos indican que los ambientes predominantes en la asociación de Paso del Sapo fueron boscosos, con condiciones subtropicales cálidas y húmedas (TMA=16-17°C y PMA=100-120 cm; Wilf et al. 2005). Aunque en la flora de Pichileufú se han hallado indicios de la presencia de *Nothofagus*, en la flora de Laguna del Hunco, distante unos 20 km de las localidades de La Barda y Laguna Fría (ver Tejedor et al. 2009) no hay evidencias de este género de angiosperma y es probable que esto se deba a una ausencia real del mismo ya que esta flora es una de las más ricas y mejor preservadas del mundo (Wilf et al., 2005). Aunque probablemente se trate de una ausencia local, cabe recordar que en Patagonia la expansión de *Nothofagus* no ocurre sino hasta el Eoceno tardío (Barreda y Palazzesi, 2007). En este sentido, aunque las asociaciones de la Meseta y Paso del Sapo han sido consideradas parte de una misma unidad biogeográfica “the Weddellian Biogeographic Province” *sensu* Zinsmeister (1979; 1982; Tejedor et al. 2009) las condiciones ambientales reinantes en ambas fueron notablemente distintas. A nivel taxonómico hay evidencias suficientes que sustentan las conexiones entre Antártida y Patagonia. A nivel genérico, tanto en La Meseta como en Paso del Sapo están presentes los derorhynchidae *Pauladelphys* y *Derorhynchus* (Goin et al. 1999 y Tejedor et al. 2009). A nivel familiar, los Polydolopidae endémicos de La Meseta (*Antarctodolops*) exhiben estrechas afinidades con los patagónicos *Polydolops* (Chornogubsky et al. 2009), los Microbiotheriidae antárticos (*Marambiotherium*) se asemejan a aquellos de Patagonia (*Mirandatherium*) (Goin et al., 1999); finalmente los Woodburnodontidae ya estaban presentes en Patagonia para la edad Itaboraiense y aparecen en La Meseta con una especie de tamaño notablemente mayor (Goin et al., 2007). Los ungulados y gondwanaterios aportan evidencia en el mismo sentido (ver Goin et al., 2000). Basados en el registro de ungulados sudamericanos, Reguero et al. (2002) postulan que el primer evento de dispersión hacia la Península Antártica ocurrió durante el evento regresivo del Paleoceno tardío-Eoceno temprano (58.5-56.5 Ma.) durante el óptimo climático (EECO). El nivel de mar bajo habría expuesto una ruta de migración costera que facilitó el desplazamiento de gran número de taxones de vertebrados terrestres (Reguero et al. 2002). Estos autores postulan, además, que el registro de mamíferos de La Meseta representa un conjunto minoritario de especies que se adaptaron a las condiciones climáticas más templadas de la Antártida en el Eoceno medio. La ausencia de taxones ampliamente exitosos en

Patagonia durante el Paleógeno (e.g., condilartros) es explicada como producto de su extinción local en Antártida como consecuencia del deterioro climático. Dado que no existe registro de mamíferos en el Paleoceno de Antártida, esta hipótesis es difícil de contrastar. Sin embargo, los metaterios aportan evidencia que sustenta parcialmente esta hipótesis, ya que los taxones antárticos exhiben masas corporales elevadas respecto de sus contrapartes patagónicas. Es probable, además, que tal como sucede en la actualidad en un gran número de marsupiales adaptados a la vida en climas rigurosos, los taxones antárticos hayan tenido la capacidad de utilizar estrategias evasivas como la hibernación o el torpor diario (véase el Capítulo 8) para hacer frente a condiciones climáticas desfavorables y en la disponibilidad de alimento. La utilización de estas estrategias es considerada como un rasgo plesiomorfo en la evolución hacia la endotermia perfecta (Grigg et al., 2004). Este punto de vista está sustentado por la existencia, en un monotrema como *Echidna*, de hibernación facultativa y obligatoria en función de las variables ambientales. Ciertos rasgos de la hibernación de algunos marsupiales (e.g. *Sminthopsis*) son típicos de los ectotermos; por ejemplo, la utilización de la luz solar para elevar la temperatura corporal durante los despertares (Geiser y Drury, 2003). En tal sentido, es interesante destacar que las temperaturas estimadas para la flora de Laguna del Hunco son de 16-17°C mientras que las de Antártida para el mismo lapso temporal habrían sido mucho menores, con 10-11°C (Ivany et al., 2008). Estos valores constituyen el límite térmico a la distribución austral de los marsupiales vivos en América del Sur; sugestivamente, las especies presentes en esas latitudes tienen la capacidad de hibernar y almacenar grasa en la cola (Birney y Monjeau, 2003).

La fauna de metaterios de la subedad Vaguense está constituida por las familias Derorhynchidae (*Coona*), Microbiotheriidae (*Eomicrobiotherium*), Proborhyaenidae (*Callistoe*), Polydolopidae (*Polydolops*, *Pliodolops*), Bonaparteriidae (*Bonaparterium*, *Prepidolops* y *Punadolops*) y Groeberiidae (*Groeberia*). Las tres asociaciones vaguenses corresponden a las localidades de Gran Barranca en Patagonia, a Divisadero Largo en Mendoza y la Fm. Lumbrera inferior en el NOA. Las últimas dos asociaciones se hallan en la Zona de Transición entre la Región Neotropical del Reino Holotropical y la Región Andina del Reino Austral (Morrone, 2004). En Mendoza sólo se han registrado las especies de *Groeberia* (Argyrolagoidea), mientras que en el NOA se registran tres Bonaparteriidae y un Proborhyaenidae más un Borhyaenoidea indeterminado (Babot et al., 2002). En Patagonia se han registrado los restantes taxones mencionados más arriba, además de un supuesto Proborhyaenidae (véase Forasiepi, 2009: 21). En este contexto, las diferencias geográficas entre ambas regiones están dadas por los grupos dominantes que en Patagonia son los insectívoro/frugívoros mientras que fuera de Patagonia los distintos grupos tróficos, granívoro/insectívoros, granívoro/folívoros e hipercarnívoros están igualmente representados. Sin embargo estas diferencias leves no resultan sustanciales en las condiciones ambientales. En la cuenca del Grupo Salta se registran proboriénidos de tamaño grande y bonaparteriformes adaptados a la insectivoría/frugivoría y granivoría. Los ambientes de depositación de la Formación Lumbrera Inferior han sido interpretados como sistemas lacustres (Faja Verde) con elementos fluviales meandriformes asociados y vastas planicies de inundación. Los datos palinológicos indican la presencia de bosques montanos tropicales a subtropicales (Quattrocchio y Volkheimer, 2000).



Las diferencias en la composición trófica entre Patagonia y el NOA son escasas dado el limitado registro de metaterios en el NOA para la Subedad Vaquense. Los hipercarnívoros de tamaño grande están presentes en baja diversidad en ambas asociaciones; en el caso de *Callistoe* del NOA sus hábitos locomotores han sido estimados como terrestres e incipientemente cursoriales, con alta capacidad de manipulación e incluso de excavación en sus garras anteriores (Argot y Babot, 2011). No hay elementos postcraneales asociados a los proboriénidos de Patagonia, de modo que nada se conoce acerca de sus hábitos locomotores. En el caso de los tipos granívoro/insectívoros, estos son taxones con morfologías plagiaulacoideas similares a los que ocurren en Patagonia aunque de tamaño mucho menor. Las formas plagiaulacoideas patagónicas están representadas por el polidolópido *Eudolops*, probablemente especializado en el consumo de frutos y hojas y con un tamaño superior al kilogramo, mientras que los del NOA están especializados en el consumo de frutos blandos y de insectos de dureza elevada, no superando los 400 g de masa corporal. Los granívoros de la Zona de Transición están representados por *Groeberia*, un taxón que presumiblemente incorporara materia foliar en su dieta (véase el Capítulo 13).

Con respecto al resto de los mamíferos registrados en esta subedad, en el registro patagónico se evidencian xenartros, condilartros, litopternos, notopternos, notoungulados, astrapoterios y piroterios (Reguero et al., 2002). Los edentados son mayormente dasipodinos adaptados a una dieta primordialmente insectívora; los ungulados, en su mayoría de corona baja, han sido interpretados como de hábitos folívoros. Los tipos tróficos característicos de ambientes más abiertos son escasos y, en general, representan los primeros registros de linajes adaptados a la herbivoría más abrasiva (e.g., xenartros pampaetéridos). Las variables climáticas estimadas para la parte media del Eoceno Medio indican temperaturas cálidas (18°C) y abundantes precipitaciones (147 cm anuales) (Hinojosa, 2005). En las regiones extra-patagónicas se registran astrapoterios, litopternos y notoungulados (Reguero et al., 2002; Cerdeño et al., 2008; Del Papa et al., 2010), representados por taxones adaptados a la vida en ambientes boscosos.

Aunque el Macizo Norpatagónico estaba en proceso de levantamiento para el temprano Eoceno medio (Aragón et al., 2011), este debe haber constituido, tal como los autores sostienen, un filtro selectivo para la dispersión de taxones en uno y otro sentido. El registro de Proborhyaenidae y de Bonaparteriiformes Bonaparteriioidea en las asociaciones del NOA y las de Patagonia, sumadas a la presencia de Argyrolagoidea en Divisadero Largo (que es el primer registro de una superfamilia que será notablemente diversa y abundante en Patagonia en las edades subsiguientes), sustenta la existencia de conexiones entre las distintas localidades, probablemente en forma de corredores boscosos que habrán conformado la Zona de Transición (Morrone, 2004b).

La subedad Barranquense constituye, para la historia evolutiva de los metaterios en América del Sur, un primer evento de recambio funcional entre los órdenes más importantes del Paleógeno. Este evento se produjo probablemente como consecuencia de la abrupta disminución de las precipitaciones medias, las que hacia el Eoceno tardío cayeron por debajo de los 100 cm en Patagonia (Hinojosa, 2005). Los metaterios atestiguan este cambio en su composición trófica. Para esta subedad, los insectívoros frugívoros y los hipercarnívoros son los tipos tróficos dominantes. La aparición de los hipercarnívoros

como tipo trófico dominante está asociada a un salto en el rango de tamaños, ya que estos carnívoros son de tamaño grande (<10kg). Lo mismo sucede con los frugívoros/folívoros, representados por las especies de *Kramadolops* que son de tamaños grandes (< 1 kg). En líneas generales, los Polydolopiformes son un elemento importante de la fauna, estando adaptados a dietas frugívoro/folívoras; los Sparassodonta exhiben taxones basales y otros más especializados, como los Proborhyaenidae y algunos Borhyaenoidea basales que ocupan los nichos mesocarnívoros e hipercarnívoros. Los Bonapartheriiformes están representados por la familia Rosendolopidae con especies adaptadas a la granivoría. Los Paucituberculata, “Ameridelphia” y Microbiotheria son elementos minoritarios de la fauna, estando especializados hacia dietas insectívoro/frugívoras y frugívoras. El contexto paleoambiental de la Cuenca del Golfo San Jorge para el tardío Eoceno medio indica un evento de importancia: la expansión de *Nothofagus* en los bosques (Palazessi y Barreda, 2007), así como también condiciones ambientales subhúmedas evidenciadas en los paleosuelos del Miembro Gran Barranca (Bellosi y González, 2010). La actividad volcánica en la región ocurrió por la sedimentación piroclástica en forma de *loess* que domina los depósitos del Miembro Gran Barranca (Bellosi, 2010). Adicionalmente, durante este lapso de tiempo se produce el levantamiento definitivo del macizo Norpatagónico (Aragón et al., 2011), filtro que habría de favorecer procesos de endemismo en las sucesivas asociaciones patagónicas. Las asociaciones extra-patagónicas como las de la Fm. Lumbrera Superior no son hasta el momento portadoras de metaterios (Del Papa et al. 2010). Del mismo modo que los metaterios, otros grupos de vertebrados atestiguan este cambio, registrándose los últimos cocodrilos concomitantemente con una serie de taxones hipsodontes entre los ungulados (Madden et al., 2010).

La edad Mustersense muestra claras diferencias geográficas entre las localidades de Patagonia y las de latitudes bajas. Mientras en estas últimas dominan los tipos frugívoros e insectívoros, en Patagonia los tipos dominantes son los granívoros e hipercarnívoros. Los tipos granívoros están presentes también en la fauna de Santa Rosa, aunque mayormente asociados a la insectivoría y frugivoría. En el Noroeste, el gremio de los carnívoros está compuesto por una especie hipercarnívora (*Arminiheringia*) y una mesocarnívora (*Patene*), mientras que en Patagonia sólo se registran hipercarnívoros de tamaño grande. Las diferencias en la composición taxonómica de la edad Mustersense entre Patagonia y el Noroeste están determinadas fundamentalmente por el confinamiento de los Polydolopidae a Patagonia. Los restantes agrupamientos son compartidos por ambas asociaciones a excepción de los microbiotéridos, aun no conocidos para las capas patagónicas. En el Noroeste, los Bonapartheriiformes dominan la asamblea de metaterios seguidos por los Paucituberculata y los Sparassodonta. Los Microbiotheriidae son minoritarios y están representados por una sola especie. En Patagonia, por el contrario, los distintos agrupamientos están equitativamente representados, a excepción de los Paucituberculata que tienen una diversidad ligeramente menor. Un rasgo llamativo es la ausencia de Argyrolagoidea en el Mustersense de Patagonia, teniendo en cuenta que para la Subedad Vaquense han sido registrados en Divisadero Largo y para la edad Tinguiririquense están presentes, con tres especies, algunas de las cuales constituyen las más abundantes en número respecto del número de especímenes en las localidades de Patagonia (e.g. *Klohnia*; Goin et al., 2010). En este sentido, es

probable que la ausencia de argyrolagoideos se deba a una falencia del registro más que a una ausencia real en Patagonia, teniendo en cuenta que son un grupo especializado en la granivoría. La Edad Mustersense constituye el período más árido del Paleógeno en Patagonia (Bellosi y González, 2010) en el que las PMA alcanzan valores mínimos de 65 cm (Hinojosa, 2005). Aunque la riqueza de especies en Patagonia es notablemente menor que en el noroeste, es esperable que las nuevas colecciones en el Miembro El Rosado (véase más arriba y Madden et al., 2010) proporcionen un mayor número de especies granívoras e hipercarnívoras; estas, precisamente, representan a los grupos tróficos que caracterizan las faunas de metaterios de los ambientes más abiertos. Aunque las diferencias en la composición trófica de las localidades de Patagonia y el Noroeste son importantes, la presencia de tipos granívoros en Santa Rosa sugiere condiciones de humedad inferiores a las de un típico bosque tropical. Campbell (2004) sostiene que la altura de la Cordillera de los Andes durante el Eoceno tardío era muy inferior a la actual, de modo que los monzones habrían depositado menos lluvias en esa franja latitudinal. Morley (2007) sugiere para ese mismo lapso temporal una retracción de los bosques monzónicos megatermales hacia latitudes más septentrionales que las de Santa Rosa. De todas maneras, en comparación con Patagonia, las evidencias aportadas por la composición trófica de los metaterios sugiere condiciones mucho más áridas en Patagonia, tal como lo indican los datos paleoclimáticos y de la composición química de los paleosuelos en Gran Barranca (Bellosi y González, 2010). Los ungulados de la edad Mustersense también apoyan la idea de características ambientales más áridas ya que, mientras los taxones braquiodontes se hacen progresivamente más escasos, los hipsodontes incrementan su diversidad. Esta tendencia generalizada hacia la hipsodoncia ha sido relacionada con la notable actividad volcánica que durante el lapso Barranquense-Deseadense dominó las latitudes patagónicas (Kay et al., 1999; Williams y Kay, 2001; Scarano, 2009). Adicionalmente, la edad Mustersense constituye el último registro de los condilartros Didolodontidae y los posteriores ungulados bunodontes están restringidos exclusivamente a los Proterotheriidae (Gelfo, 2010).

La edad Tinguiririquense está caracterizada por el dominio de los tipos insectívoros/frugívoros y los granívoros. Adicionalmente los tipos folívoros en sus combinaciones con la frugivoría y la granivoría son también abundantes (Fig. 14.8a). Los frugívoros estrictos son muy escasos y el gremio de los carnívoros está representado por una especie hipercarnívora de tamaño mediano. La fauna de la edad Tinguiririquense constituye, desde el punto de vista taxonómico, el último registro de los escasos “Ameridelphia” que llegan hasta el Oligoceno temprano (Caroloameghiniidae), como así también el primer registro de Argyrolagoidea generalizados en Patagonia. Las condiciones climáticas para este lapso de tiempo están caracterizadas por temperaturas medias anuales de aproximadamente 15 °C y temperaturas medias del mes más frío de alrededor de 8°C (Hinojosa, 2005). Esta es probablemente la causa de que sólo se registre una especie estrictamente frugívora, conjuntamente con un incremento en el número de especies granívoras. Desde el punto de vista ambiental, en la Cuenca del Golfo San Jorge ocurre un cambio en el régimen de sedimentación luego de un gran evento erosivo. Este cambio corresponde a los depósitos del Miembro Vera (Tinguiririquense), los que representan un evento homogéneo de sedimentación subaérea en ambientes de planicies bajo un régimen semi-árido (Bellosi,

2010). Los escasos paleosuelos desarrollados en esta unidad corresponden a las capas de La Cancha de donde provienen los fósiles patagónicos de esta edad. Los ambientes de depositación de la Fm. Abanico en Chile, donde se emplaza la localidad tipo de la edad Tinguiriquense (Flynn et al. 2003), corresponden a depósitos en una cuenca extensional de gran longitud o una serie de cuencas asociadas, las que estuvieron sometidas a un importante vulcanismo que constituyó la principal fuente de aporte a la cuenca (Charrier et al. 2002). Los únicos metaterios exhumados en las localidades chilenas son *Kramadolops abanicoi*, *Klohnia charrieri* y *Hondonadia fierroensis* (Flynn y Wyss, 1999). La fauna de Tinguiririca representa la primer ocurrencia estratigráfica de interatéridos Interatheriinae, Notohippidae hipsodontes y Archeohyracidae relacionados con *Archeohyrax* (Flynn et al., 2003). La edad Tinguiriquense es la primer Edad-mamífero sudamericana dominada por taxones hipsodontes en casi todos los agrupamientos. En el caso de los metaterios, los argyrolagoideos del género *Klohnia* exhiben hipsodoncia unilateral y han sido interpretados como granívoro/folívoros.

La fauna de La Cantera constituye el lapso temporal inmediatamente posterior al evento de enfriamiento cenozoico global, “O1”. En la Cuenca del Golfo San Jorge este evento está marcado por una discontinuidad erosiva que habría removido unos 100 metros de los depósitos de los Miembros Vera y Puesto Almendra Inferior (Bellosi, 2010). Esta erosión de origen fluvial generó un profundo valle inciso en respuesta a una brusca caída del nivel base de origen tectónico. El relleno de este valle está dominado por sistemas fluviales multicanales probablemente entrelazados que variaban en ancho desde 15 m a 2 km. La fauna de La Cantera corresponde a la Unidad 3 del Miembro Puesto Almendra que, en su totalidad, constituye el relleno del valle (Bellosi, 2010) y porta en sus términos cuspidales las capas deseadenses de Patagonia. Las condiciones climáticas frías y áridas están indicadas por los valores de PMA cercanos a 70 cm y de TMA de 15°C, con temperaturas medias en el mes más frío ligeramente superiores a los 8°C (Hinojosa, 2005).

Los metaterios de La Cantera constituyen, desde el punto de vista taxnómico, una asociación intermedia entre las edades Tinguiriquense y Deseadense (Goin et al. 2010). En esta fauna ocurre la última aparición estratigráfica de los Polydolopidae y los Bonaparteriidae. Los tipos tróficos dominantes en La Cantera son los granívoros, no hay frugívoros estrictos y se observan procesos de incremento en la masa corporal en los Bonaparteriidae (*Epiklohnia verticalis*), Polydolopidae (*Kramadolops maximus*), Microbiotheriidae (*Eomicrobiotherium matutinum*) y Sparassodonta (*Pharsophorus lacerans*). Estos incrementos en la masa corporal a nivel familiar, genérico e incluso específico (*P. lacerans*) se ajustan a la Regla de Bergman y constituyen uno de los ejemplos más conspicuos de respuesta de los metaterios a la caída de las temperaturas. Adicionalmente, la disminución en la riqueza de especies, la extinción a nivel continental de los grandes agrupamientos paleógenos, sumadas a la ausencia de tipos tróficos sensitivos como los frugívoros estrictos y a la radiación de los granívoros (Fig. 15.6 y 15.7) es otra clara evidencia de la influencia de las temperaturas en la evolución de los metaterios. Los restantes mamíferos de La Cantera son indicativos también de condiciones frías y áridas en Patagonia. Los roedores caviomorfos tienen su primer registro patagónico en esta fauna, aunque con tipos de coronas bajas a excepción de un chinchilloideo que exhibe hipsodoncia unilateral

(Vucetich et al., 2010); los cingulados exhiben ajustes a la Regla de Bergman, incrementos en la pilosidad y recambios taxonómicos (Carlini et al., 2010). En el caso de los ungulados, los Notohippidae son mesodontes y no hay registro de tipos braquiodontes (López et al., 2010).

La edad Deseadense está caracterizada por el dominio de los tipos carnívoros que diferencian, tanto en Patagonia como en las regiones extra-patagónicas, tipos altamente especializados como *Proborhyaena gigantea*, un hipercarnívoro quebrantahuesos que constituye el metaterio sudamericano más grande hasta ahora conocido, con una masa corporal estimada de 93 kg. *P. gigantea* representa un caso de convergencia con la gran hiena del Pleistoceno de Europa *Pachycrocuta brevirostris* (Palmqvist et al., 2011). Aunque no se conocen para *P. gigantea* restos postcraneos es probable que, al igual que *P. brevirostris*, haya constituido una interacción positiva con las grandes aves carnívoras paleógenas (Pascual y Bond, 1983). El enorme tamaño corporal de *P. gigantea* impone restricciones metabólicas a la dieta quebrantahuesos no depredadora. Las hienas actuales utilizan dos tipos de estrategias para la adquisición del alimento: una más activa, en la cual el animal tiene la capacidad de perseguir y atrapar a su presa (*Crocuta crocuta*) y otra más pasiva en la cual el animal simplemente subsiste en base a las carcazas abandonadas por otros depredadores (*Hyaena hyaena*). La primera requiere de un gasto energético para capturar a la presa, la que debe compensarse con la energía obtenida de la misma. Estas hienas consumen además de las carcazas una gran proporción de músculo para equilibrar el balance energético. La segunda estrategia implica que el animal destine mucho tiempo a la búsqueda de las carcazas abandonadas por otros depredadores y, por lo tanto, la energía obtenida debe equiparar el expendio energético. El tamaño corporal de estas últimas es menor, a fin de maximizar la energía que potencialmente pueden obtener mediante su estrategia de forrajeo (Teoría del Forrajeo Óptimo *sensu* Charnov, 1976). La interacción con las aves carnívoras debe haber significado una ventaja para un animal tan grande como *P. gigantea*, ya que esta última puede haber aprovechado eficientemente las carcazas descartadas por las grandes aves Phorusrhacidae que coexistieron durante gran parte del Paleógeno con los proboriénidos (Alvarenga y Hofling, 2003). También se registra para la edad Deseadense otro carnívoro de gran tamaño, *Paraborhyaena boliviana*, la que habría superado los 70 kg de masa corporal.

Además de los carnívoros Sparassodonta, durante la edad Deseadense se registran también Pucituberculata tanto basales como pertenecientes a las familias Palaeothentidae y Abderitidae, los que explotaban el nicho de los insectívoros (*Evolestes*), frugívoro-insectívoros (*Pilchenia*, *Carlothentes*, *Parabderites*). Los Argyrolagoidea tienen en el Deseadense el primer registro de la familia Argyrolagidae (*Proargyrolagus*) especializada en el consumo de semillas y hojas de arbustos. Cuando se analiza a nivel regional la diversidad trófica se observa que los tipos insectívoros y frugívoros estrictos están restringidos a las latitudes bajas, mientras que en Patagonia se registran sólo tipos insectívoro/frugívoros. La edad Deseadense constituye, en la evolución de los metaterios, uno de los estadios iniciales en la radiación de los grupos tróficos que dominarán las asociaciones del neógeno.

Los ambientes que caracterizaron las localidades en Patagonia habrían sido ligeramente más cálidos húmedos que los de La Cantera y habrían estado sometidos a una marcada estacionalidad

(Bellosi, 2010) y a una actividad volcánica importante. Los ambientes de depositación indican sistemas fluviales amalgamados y permanentes con desarrollo de planicies forestadas. Las evidencias paleobotánicas indican un dominio de las notofagáceas, podocarpáceas y araucariáceas, con escasa o nula presencia de elementos arbustivos (Barreda y Palazzesi, 2007). En las regiones extra-patagónicas la estacionalidad habría sido menos marcada dada la distancia latitudinal. No hay acuerdo aun sobre el tipo de ambientes que ocurrieron en la localidad boliviana de Salla, de donde procede la mayor cantidad de metaterios extra-patagónicos de edad Deseadense. Croft (2001) indica un hábitat de tipo boscoso y húmedo mientras que otros autores proponen ambientes más abiertos y áridos similares a los de Patagonia (MacFadden, 1990). Los roedores de esta localidad son mayormente de corona baja y los tipos hipsodontes son más escasos en relación a los de Patagonia (Vucetich, 1990). Con respecto a *Branisella*, el primate más antiguo de América del Sur, el mismo es conocido por especímenes fragmentarios y poco se conoce acerca de sus hábitos ecológicos. Algunos autores sostienen que puede haber sido mayormente herbívoro y terrestre (Takay et al., 2000), de modo que su presencia en Salla no es indicativa de ambientes estrictamente boscosos. Al igual que los ungulados hipsodontes (MacFadden, 1990), la presencia de dos esparasodontes de gran tamaño en Salla sugiere ambientes relativamente abiertos.

## LOS METATHERIA Y LAS VARIABLES AMBIENTALES

### DIVERSIDAD TOTAL

La diversidad de metaterios entendida, como riqueza de especies, ha demostrado ajustarse notablemente bien a las curvas de TMA y PMA estimadas para el Paleógeno de Patagonia. La riqueza total para el conjunto de metaterios muestra dos eventos mayores de radiación y dos de reducción. El primer evento coincide con el período *invernadero* que se extiende desde el Paleoceno temprano (Daniano) hasta el Eoceno medio (Luteciano). Entre las edades Itaboraiense y la fauna de Paso del Sapo inclusive, la riqueza de especies se mantiene por encima de las 40 y esta alta diversidad se corresponde con TMA superiores a los 19°C y PMA superiores a 170 cm (Hinojosa, 2005). Esta diversidad es aun más elevada si se la compara con las asociaciones sudamericanas vivientes más diversas, las que comprenden unas 30 especies de metaterios (Birney y Mojeau, 2003). Las condiciones cálidas y húmedas inferidas a partir de las TMA y PMA coinciden con valores máximos en la curva térmica global (Zachos et al., 2001) y con un período en que el nivel eustático se mantuvo elevado (Haq et al. 1987). Este período de relativa ecuabilidad térmica es geográficamente homogéneo y se expresa, en términos paleoflorísticos, por un predominio de extensión continental (excepto en Antártida) de los bosques megatermales de angiospermas compuestos mayormente por elementos neotropicales (Romero, 1986; Hinojosa et al. 2005; Barreda y Palazzesi, 2007).

El siguiente período muestra una reducción en la diversidad con un promedio de especies por edad alrededor de 20 (17 para Patagonia). Este segundo evento es entendido como un proceso de adaptación en ambientes más abiertos, menos cálidos y más áridos. Este evento está caracterizado por un recambio taxonómico y funcional (véase Blois y Hadly 2009 y más abajo) en el que los metaterios se

ajustan a un medio intrínsecamente menos diverso que su predecesor selvático. Entre las subedades Vaquense (Luteciano medio) y Barranquense (Bartoniano medio) ocurre un cambio ambiental importante: las PMA disminuyen desde valores cercanos a los 150 cm anuales hasta valores promedio para las tres edades de 70 cm (Hinojosa, 2005, pero véase también Bellosi, 2010 y Bellosi y González, 2010) y se mantendrán en esos términos por lo que resta del Paleógeno (Fig. 16.4). El valor de 100 cm de PMA representa el umbral inferior de precipitaciones para el desarrollo del bosque tropical estacional y, como consecuencia, por debajo de este valor los ambientes potenciales son mayormente sabanas arboladas (Whittaker, 1975). Las TMA disminuyen ligeramente respecto del lapso precedente y se establecen alrededor de los 17 °C (Fig. 17.5). Las asociaciones de metaterios actuales sometidas a estos regímenes de TMA y PMA se encuentran entre los 25° a 30° de latitud Sur y cuentan con una riqueza de 17 especies de marsupiales (Birney y Mojeau, 2003), un valor equivalente a los ensambles fósiles si se considera que la riqueza de especies para Patagonia es de 16 y 18 para las edades Barranquense y Tinguiririquense respectivamente. La evidencia paleoflorística para el lapso Eoceno medio-tardío (Barranquense) indica la invasión de los bosques por parte de *Nothofagus* (un elemento austral) y la aparición de las angiospermas meso y microtermales como elementos importantes de las paleofloras patagónicas (Barreda y Palazzesi, 2007). Las condiciones de sabana arbolada son sustentadas adicionalmente por el desarrollo de paleosuelos que sugieren condiciones sub-húmedas a semi-áridas en la localidad tipo de la subedad Barranquense (Bellosi y González, 2010). El Eoceno Tardío marca la desaparición de los elementos megatermales y la expansión de los taxa meso y microtermales. La edad Tinguiririquense representa este lapso con condiciones termales más frías ( $TMA < 16^{\circ}C$ ) que las edades precedentes. Los paleosuelos estudiados en la localidad de Gran Barranca indican condiciones áridas para la transición Eoceno-Oligoceno (Bellosi y González, 2010).

El evento más crítico del Paleógeno lo constituye la abrupta reducción en la diversidad de metaterios registrada en la Fauna de La Cantera, en la que se han exhumado sólo diez especies. Este evento representa, además, la extinción de las grandes agrupaciones de metaterios que habían dominado durante el período invernadero (véase más abajo). La fauna de La Cantera constituye el registro inmediatamente posterior al evento “Oi1” de englazamiento antártico (Zachos et al., 2001). Los eventos climáticos y ambientales ocurridos en este lapso están determinados por el establecimiento de capas permanentes de hielo en Antártida, por una abrupta caída del nivel eustático (Haq et al. 1987), por el inicio de la apertura del Pasaje de Drake y por el establecimiento progresivo de la Corriente Circumpolar Antártica (CCA) (Lagabriele et al., 2009). Las TMA en el marco continental descendieron hasta los 15°C, las TMF se ubicaron alrededor de los 8°C y las PMA se mantuvieron alrededor de los 70 cm (Hinojosa, 2005). Es interesante notar aquí que los valores de TMA y PMA se hallan en la actualidad, en América del Sur, entre las bandas latitudinales de los 32°S y 37°S, en las cuales la diversidad de metaterios es de 8 y 7 especies respectivamente (Birney y Monjeau, 2003).

El evento de incremento en la diversidad registrado para la edad Deseadense (14 especies en total y 7 de Patagonia) es concomitante con un aumento de las TMA y de las PMA continentales (Hinojosa, 2005) como consecuencia de un incremento global de las temperaturas (Zachos et al. 2001),

un descenso leve y progresivo del nivel eustático (Haq et al., 1987) y la culminación de la apertura del Pasaje de Drake y el establecimiento de la CCA (Legabriele et al. 2009). La evidencia paleoflorística indica que los ambientes de las latitudes medias y altas de Patagonia durante la transición Oligoceno-Mioceno experimentaron una nueva expansión de los taxa mega y mesotermes y un cambio estructural del paisaje pasando de ambientes aun dominados por bosques hacia ambientes de praderas herbáceas (Barreda y Palazzesi, 2007). Los paleosuelos conservados en la parte superior del Miembro Puesto Almendra en Gran Barranca indican la existencia de climas más cálidos y húmedos con marcada estacionalidad en relación a los registrados para los Miembros Vera (Tinguiririquense) y Puesto Almendra Inferior (La Cantera) (Bellosi y González, 2010).

La evolución de la diversidad de especies de metaterios a lo largo del Paleógeno muestra un patrón similar al que en la actualidad se observa a con respecto a la distribución latitudinal en América del Sur (Birney y Mojeau, 2003). Tanto las TMA como las PMA han demostrado ser los factores más importantes en la regulación del número de especies de metaterios durante el Paleógeno. Las asociaciones de ambientes cálidos y húmedos resultaron ser las más diversas y, en el caso de las asambleas fósiles (Itaboraiense-Paso del Sapo), el número de especies fue notablemente superior al registrado para las asociaciones actuales con similares valores de TMA y PMA. Las asambleas de ambientes más abiertos, con predominio de bosques meso y microtermales intercalados con pastizales exhiben una riqueza de especies similar a las encontradas actualmente en las latitudes medias del continente sudamericano (17 especies entre los 25°S y los 30°S). Finalmente la asociación de La Cantera, que marca el período más frío de todo el Paleógeno, exhibe valores de riqueza de especies ligeramente inferiores a los hallados en la actualidad entre los 35°S y los 40°S (Birney y Mojeau, 2003).

## DIVERSIDAD TAXONÓMICA Y TRÓFICA

La diversidad taxonómica exhibe también un fuerte correlato con la evolución climática y ambiental de América del Sur, evidenciada particularmente en Patagonia. Durante el pico de la fase invernadero, entre las edades Itaboraiense y Vaquense inclusive, los grupos taxonómicos dominantes fueron los “Ameridelphia” y los Polydolopimorphia (Fig. 17.6a). Los “ameridelfios” se diversificaron en los nichos tróficos de los insectívoros, los frugívoros en todas sus combinaciones y los mesocarnívoros (ver Capítulo 13). Las familias Derorhynchidae (insectívoros) y Protodidelphidae (frugívoros e insectívoro/frugívoros), fueron las más diversas durante la edad Itaboraiense y la Fauna de Paso del Sapo (Fig. 17.7). Los primeros alcanzaron una distribución geográfica muy extensa, registrándose en Brasil, Patagonia y Antártida y ocuparon tamaños corporales muy pequeños, mientras que los segundos se restringieron a Brasil y Patagonia y se diversificaron en tamaños pequeños, medianos y grandes. La familia Peradectidae se distribuyó desde el noroeste hasta la Patagonia y ocupó los nichos de los insectívoros pequeños y los mesocarnívoros medianos. Los Caroloameghiniidae se distribuyeron entre Brasil y Patagonia y ocuparon los nichos frugívoros e insectívoro-frugívoros de tamaños pequeños a medianos. Los Sternbergiidae, se distribuyeron en Brasil y Patagonia y fueron principalmente insectívoros. Los Jaskhadelphyidae exclusivamente insectívoros y de tamaño extremadamente pequeño



se distribuyeron sólo el noroeste. Finalmente los Herpetotheriidae y los Mayulestidae (mesocarnívoros) se han registrado exclusivamente en el noroeste. Todos los tipos tróficos ocupados por los “ameridelfios” están relacionados con ambientes boscosos. Algunas especies para las cuales se ha preservado el esqueleto postcraneano (e.g. *Pucadelphys andinus*, *Mayulestes ferox*) exhiben adaptaciones arborícolas o escansoriales (Argot, 2002, 2004; Muizón y Argot, 2003). El biocrón del agrupamiento se extiende desde la edad Tiupampense hasta la Tinguiririquense, sin embargo, la diversidad del mismo disminuye abruptamente luego de la Fauna de Paso del Sapo y sólo se registran dos familias en los tiempos subsiguientes, los Caroloameghiniidae y los Herpetotheriidae.

Los Pliodolopimorphia fueron un orden muy diverso, tanto desde el punto de vista taxonómico como trófico. Ellos están presentes en todas las asociaciones ocupando diversos roles ecológicos. Durante el período de mundo invernadero, los Pliodolopimorphia se diversifican en los tipos frugívoros, frugívoro-insectívoros y folívoros. Los rangos de tamaño ocupados durante este lapso van desde pequeños a medianos. La distribución geográfica de las distintas agrupaciones infraordinales varía entre Patagonia y las asociaciones extra-patagónicas. Durante la edad Tiupampense, en el noroeste se registra el único Pliodolopiforme extra-patagónico (*Roberthoffstetteria*). La edad Itaboraiense registra tanto en Patagonia como en Brasil, especies pertenecientes a la familia Glasbiidae especializadas en la frugivoría-insectivoría y con rangos de tamaños desde pequeños a medianos. Los Pliodolopidae son la familia dominante de las asociaciones patagónicas y no están presentes fuera de Patagonia. Los Gashterniidae (Bonaparteriiformes), especializados en la folivoría están presentes tanto en Patagonia como en Brasil; sin embargo, la masa corporal de la especie patagónica es superior a la de Brasil (ver Tabla 3 Anexo). Los Bonaparteriidae están presentes en Patagonia y Brasil explotando el nicho de la granivoría-frugivoría y los tamaños pequeños a medianos. Durante el intervalo correspondiente a la Fauna de Paso del Sapo, se evidencian dentro del orden Pliodolopimorphia diferencias composicionales entre Antártida y Patagonia que tienen además un correlato trófico. La asociación de Antártida está consituida exclusivamente por el género endémico *Antarctodolops* y no hay registro de otros Pliodolopiformes. Los Bonaparteriiformes están presentes aunque con una sola especie perteneciente a la familia Prepidolopidae. En la asociación de Paso del Sapo, los Pliodolopiformes son más diversos y se registran especies de cinco géneros distintos. Los Bonaparteriiformes están representados exclusivamente por la familia Gashterniidae. Esta asamblea está compuesta, además, por especies de la familia Glasbiidae. En cuanto a las adaptaciones tróficas, los Pliodolopiformes de Antártida están restringidos al nicho frugívoro-folívoro (*Antarctodolops*) mientras que en Paso del Sapo, además de ocupar ese nicho (*Amphidolops*), explotan la frugivoría estricta (*Archeodolops*, Género A1 y A2) y la frugivoría-insectivoría (*Pliodolops*). Adicionalmente, las especies frugívoro-folívoras de Antártida son ligeramente más grandes que las de Patagonia. Esta diferencia en el tamaño corporal puede responder a las diferencias de temperatura entre las latitudes antárticas y las patagónicas que, para el Eoceno medio, ya estaban establecidas. Mientras en Patagonia los ambientes fueron cálidos y húmedos con temperaturas cercanas a los 20 °C (Hinojosa, 2005), en Antártida se registran temperaturas de alrededor de 10-11 °C (Ivany et al., 2008).

Las diferencias composicionales entre la asociación de Antártida y la de Paso del Sapo, no se circunscriben exclusivamente al orden Polydolopimorphia. Los Microbiotheria, otro de los órdenes que componen las faunas Itaboraiense y la de Paso del Sapo, están presentes en la asociación patagónica de Las Flores con tres especies de la familia Woodburnodontidae. En Antártida, esta familia está presente con una especie que triplica en masa corporal a la más grande de edad Itaboraiense. También se halla presente la familia Microbiotheriidae con una especie del género *Marambiotherium*. La asociación de Paso del Sapo no registra especies de Woodburnodontidae pero sí de Microbiotheriidae. Los Microbiotheria de Antártida repiten el patrón de incremento en la masa corporal con respecto a las especies de Patagonia observado en los Polydolopidae. De manera similar también, el género *Woodburnodon* es endémico de Antártida. Estas diferencias composicionales entre Antártida y Patagonia reflejan lo antes mencionado, un clima con características más frías y áridas, con una estacionalidad incipiente en Antártida Occidental (Reguero et al., 2002). Los restantes órdenes de metaterios presentes en las asociaciones del mundo invernadero son los Paucituberculata y los Sparassodonta, los que ocupan en ese lapso los nichos de los pequeños insectívoros los primeros, y los mesocarnívoros de pequeño tamaño los segundos (1-2 kg). Ni Paucituberculata ni Sparassodonta están presentes en Antártida. La diversidad taxonómica del intervalo Barranquense-Tinguiriquense está signada por la diversificación de algunos grupos taxonómicos y la desaparición de otros y constituye un evento de recambio taxonómico y funcional (*sensu* Blois y Hadly, 2009). Los “Ameridelphia” se hacen progresivamente más escasos y sólo persisten los frugívoros Caroloameghiniidae en Patagonia y los mesocarnívoros Herpetotheriidae en el noroeste. Los Polydolopimorphia exhiben una diferenciación en nichos tróficos característicos de ambientes más abiertos. Los Polydolopiformes se hacen más abundantes en los nichos frugívoro-folívoros de gran tamaño (*Kramadolops*, *Eudolops* y *Amphidolops*) y se evidencia en algunos géneros frugívoro-insectívoros incrementos clinales de la masa corporal con respecto a especies antecesoras de la subedad vaquense (i.e. *P. thomasi*). Un proceso similar a nivel genérico ocurre con las especies de *Kramadolops*, las que exhiben un incremento en su masa corporal conjuntamente con la disminución de las TMA. Esto es particularmente evidente en la especie de la Fauna de La Cantera, que duplica en tamaño a sus predecesoras. Los Bonapartheriiformes, que ya durante la subedad Vaquense han diferenciado tipos especializados en la granivoría-folivoría (Groeberiidae) y granivoría/insectivoría (Prepidolopidae, Bonapartheriidae) se vuelven particularmente diversos en este nicho con la familia Rosendolopidae. Los Bonapartheriiformes Argyrolagoidea diferencian en Patagonia tipos insectívoros de muy pequeño tamaño (*Praedens*) y granívoro-folívoros (*Klohnia*). Durante la edad Tinguiriquense se registra un glásbido probablemente granívoro (*Periakros*). Los nichos frugívoros e insectívoro-frugívoros están ocupados durante este lapso por los Caroloameghiniidae y los Paucituberculata. Conjuntamente con la irrupción de los grupos granívoros, se produce en Patagonia la aparición de los grupos carnívoros especializados. Durante la subedad Barranquense, aparecen en Patagonia numerosos Sparassodonta hipercarnívoros especializados en el consumo de músculo de vertebrados. Esta diversificación ocurre en un rango de tamaños que se extiende desde los 6 kg hasta los 32 kg y que involucra a la familia Proborhyaenidae y a varias especies de

Borhyaenoidea basales. Persisten además, hasta la edad Mustersense, los mesocarnívoros representados por los taxones basales (i.e. *Patene*). La diversidad de tipos carnívoros decrece luego de la subedad Barranquense y se registran especies que exhiben una tendencia clinal de incremento de la masa corporal (i.e. *Pharsophorus lacerans*) conjuntamente con la disminución de las TMA.

La Fauna de La Cantera (que, como ya se ha mencionado, representa el intervalo inmediatamente posterior al evento de enfriamiento global “O1”; Zachos et al., 2001) verifica tipos hipercarnívoros (*Pharsophorus*); frugívoro-folívoros de gran tamaño (*Kramadolops*); insectívoros/frugívoros (*Pilchenia*, *Eomicrobiotherium*); insectívoros estrictos (*Evolestes*) y granívoros (*Epiklohnia* y *Hondonadia*). Esta fauna constituye el último registro del suborden Polydolopiformes y de los Bonapartheriiformes Bonapartheriioidea. Las edades subsiguientes van a estar caracterizadas por la ausencia de grandes grupos paleógenos como los “Ameridelphia”, los Polydolopimorphia basales, los Polydolopiformes y los Bonapartheriioidea. Este evento mayor de recambio taxonómico ha sido denominado Bisagra Patagónica (Goin et al., 2010) y constituye el equivalente al *Terminal Eocene Event* en América del Norte, la *Grande Coupure* en Europa o el *Mongolian Remodelling* en Asia central. La edad Deseadense está compuesta exclusivamente por los Sparassodonta, que diferencian tipos hipercarnívoros de gran tamaño, los Paucituberculata que ocupan los nichos insectívoro/frugívoros y por los Bonapartheriiformes Argyrolagoidea que se especializan en la granivoría/folivoría.

## TAMAÑO CORPORAL

Como se ha mencionado precedentemente, los metaterios paleógenos han demostrado diversas estrategias de adaptación del tamaño corporal ante las variaciones en las condiciones climáticas y ambientales.

Representantes de dos grupos mayores de Metatheria verifican claramente la Regla de Bergman: los Paucituberculata y los Polydolopimorphia Polydolopiformes. El primero de ellos es de radiación neógena, por lo cual la tendencia ordinal observada durante el Paleógeno deba contrastarse con aquellas de los tiempos post-deseadenses. En este sentido, Zimicz (2004) menciona un proceso de incremento clinal en la masa corporal de los Abderitidae y un proceso de expansión en los nichos de tamaños para los Palaeothentidae, análisis que debiera ser actualizado al actual conocimiento sistemático y de la diversidad de especies de los Paucituberculata (véase Abello, 2007). El segundo grupo, sin embargo, es un orden cuyo biocrón está restringido al Paleógeno. Los Polydolopiformes constituyen un ejemplo clásico de ajuste a la Regla de Bergman. Tanto el incremento clinal del tamaño corporal en el género *Kramadolops*, que también representa un ejemplo de ajuste a la Regla de Cope, como las diferencias geográficas de tamaños entre los polydolópidos antárticos del Eoceno Medio y los de Patagonia, ejemplifican a nivel familiar una tendencia que también se observa a nivel del Suborden (véase también Chornogubsky, 2009; Goin et al., 2010).

Otras agrupaciones taxonómicas han mostrado incrementos aislados a nivel de familia o género que no se verifican a nivel ordinal. Los Microbiotheria Woodburnodontidae constituyen un ejemplo de incremento de la masa corporal conjuntamente con la disminución de las temperaturas. El

comportamiento dual de los microbioterios es particularmente interesante porque ocurre, además, en un espectro dietario muy estrecho (frugívoro/insectívoro y viceversa) y en un contexto paleoambiental muy distinto. Los Woodburnodontidae de gran tamaño aparecen asociados a los extensos bosques dominados por *Nothofagus* que predominaron en Antártida hacia el Eoceno medio; por su parte, los Microbiotheriidae que exhiben este incremento de tamaño entre las asociaciones Barranquense y Tinguiririquense están asociados a un paisaje con los bosques mucho más restringidos. Adicionalmente, este último caso es un incremento leve de tamaño que ocurre por debajo del umbral de los 100 g. Durante el Neógeno los tamaños corporales ocupados por los microbiotéridos se hallan entre los 10 y los 400 g (Zimicz, 2004) una tendencia que se mantiene hasta la actualidad ya que la única especie viviente, *Dromiciops gliroides* pesa 40 g (McNab, 2005, 2008). La respuesta a este comportamiento dual parece radicar, precisamente, en la capacidad del monito del monte de utilizar el torpor como estrategia evasiva frente a la disminución de las temperaturas ambientales (Capítulo 8). En tal sentido, es probable que los representantes del orden Microbiotheria hayan experimentado, en los albores de su radiación, dos estrategias opuestas de adaptación a las bajas temperaturas, de las cuales la más ventajosa resultó ser la de modificar las tasas metabólicas basales dentro de un rango estrecho de masas corporales pequeñas. La vía de respuesta mediante el incremento de la masa corporal parece estar restringida a la familia Woodburnodontidae y por lo tanto confinada a su biocrón (Itaboraiense-fauna de Paso del Sapo).

También los Bonaparteriiformes y los Sparassodonta exhiben sendos ejemplos de ajuste a la Regla Bergman aunque no se verifica una tendencia a nivel ordinal o subordinal, respectivamente. En el caso de los Bonaparteriiformes, el incremento en la masa corporal es latitudinal dentro de la familia Gashternidae especializada en la folivoría. Sin embargo, este incremento no está asociado a una disminución abrupta de las temperaturas ya que ocurre durante la edad Itaboraiense, cuando el gradiente latitudinal de las temperaturas aun no se había establecido entre Brasil y Patagonia. En el caso de los Sparassodonta, los incrementos de tamaño están asociados a la explotación de un nicho trófico altamente especializado como el de los hipercarnívoros. Durante la Edad-mamífero Deseadense se registra el metaterio sudamericano más grande conocido. *Proborhyaena gigantea* cuya masa corporal fue estimada con la ecuación más confiable en 93 kg (véase Tabla 3: Anexo), mientras que la segunda mejor estimación arroja un valor de 220 kg. Ercoli y Prevosti (2011) obtienen una masa corporal para *Thylacosmylus atrox* (Thylacomyliidae) de 117 kg, mientras que otros autores han obtenido estimaciones inferiores a 60 kg (Argot, 2004b; Wroe, 2004). La masa corporal obtenida para *T. atrox* aplicando las mismas ecuaciones que para *P. gigantea* es de 39 kg. Esto es razonable teniendo en cuenta que las medidas lineales de *P. gigantea* son notablemente más grandes que las de *T. atrox*. En este contexto y considerando que *P. gigantea* fue el metaterio más grande del cenozoico sudamericano, su masa corporal es equivalente a la de los Thylacoleonidae australianos (Wroe et al. 2003; 2004) los marsupiales hipercarnívoros más grandes de Australia.

## ÍNDICES TRÓFICOS

El análisis de las comunidades de metaterios mediante el uso de índices tróficos expresa claramente la influencia de las variables climáticas sobre la ecología alimentaria de este grupo de mamíferos.

El uso de los índices tróficos ha permitido identificar a la subedad Barranquense como el primer evento crítico en la evolución de los metaterios paleógenos de América del Sur. Este intervalo marca un quiebre en las condiciones ambientales que está dado fundamentalmente por la disminución de las PMA por debajo de los 100 cm. Los índices tróficos muestran en los tiempos pre-barranquenses un claro dominio de los tipos frugívoros que son reemplazados en los tiempos post-barranquenses por los tipos granívoros y carnívoros claramente adaptados a ambientes más abiertos. Los tipos folívoros estrictos, al igual que los insectívoros estrictos, conforman un elemento minoritario en las asociaciones. Los folívoros están restringidos al intervalo Itaboraiense-Paso del Sapo; sin embargo, cuando se los considera en todas sus combinaciones, su extensión temporal se prolonga hasta la fauna de La Cantera pero siempre en baja diversidad. Los insectívoros, por el contrario, son un elemento constante en casi todas las asociaciones.

El efecto de las temperaturas sobre los grupos tróficos se evidencia en la distribución de los índices de frugívoros y carnívoros. En el primer caso se observa una asociación positiva entre ambas variables, que es evidente en la progresiva disminución del porcentaje de frugívoros a partir de la Subedad Vaquense, concomitantemente con la disminución de las TMA y sobre todo de las TMF (Fig. 16.2). Por el contrario, los carnívoros exhiben una relación negativa con las temperaturas, es decir que su porcentaje de representación aumenta conforme disminuyen las temperaturas (Fig. 16.11). Las restantes categorías tróficas no exhiben relaciones claras con las variables ambientales y esto se debe fundamentalmente a la naturaleza de los recursos tróficos involucrados. En el caso de los insectos, aunque los mismos son más abundantes en ambientes cálidos y húmedos, estos tienen distribución global y constituyen un recurso disponible en una muy amplia variedad de ambientes. Lo mismo sucede con los folívoros tanto estrictos como mixtos, los que están asociados tanto a los bosques cerrados como a los ambientes más abiertos con vegetación arbustiva. Un dato significativo es la restricción de los folívoros estrictos a las asociaciones Itaboraiense y Paso del Sapo. Recientemente, se ha descrito la especie más antigua de *Eucalyptus* (Gandolfo et al., 2011) proveniente de la localidad de Laguna del Hunco del Eoceno Medio de la cuenca de Somuncurá-Cañadón Asfalto distante unos 20 km del sitio de proveniencia de las localidades de La Barda y Laguna Fría (Fauna de Paso del Sapo). En el Capítulo 13 se hizo referencia a las notables similitudes morfológicas existentes entre las especies de *Gashternia* y los folívoros australianos *Phascolarctos* y *Pseudocheirus*, consumidores exclusivos de las hojas de *Eucalyptus*. En tal sentido, es probable que las especies de folívoros sudamericanos hayan explotado, al menos en parte, el recurso foliar de este género de mirtácea tal como en la actualidad lo hacen de manera intensiva los folívoros australianos.

Los resultados aquí hallados para el Paleógeno sudamericano son consistentes con los encontrados para los marsupiales vivientes de América del Sur. El porcentaje de frugívoros en las asociaciones vivientes está correlacionado positivamente con las PMA con un valor del coeficiente de

correlación de 0.6, mientras que los carnívoros lo están en menor medida y negativamente con un valor del índice de -0.34 (Birney y Monjeau, 2003). Con respecto a las TMA los frugívoros muestran valores elevados de correlación positiva ( $r=0.93$ ), mientras que los carnívoros muestran valores elevados y negativos ( $r= -0.72$ ). Los insectívoros, por su parte, muestran relación nula con ambas variables ambientales con valores del coeficiente de correlación ligeramente superiores a 0.

## LAS TMA Y LAS PMA COMO FACTORES REGULADORES DE LA HISTORIA DE VIDA

Tradicionalmente se ha considerado que las temperaturas ambientales constituyen el principal factor ambiental regulador de las distribuciones geográficas, la diversidad y otras variables de historia de vida de los marsupiales vivos, debido al impacto de la misma sobre el costo de la termoregulación (véase el Capítulo 8). Los marsupiales son en general poco hábiles para sobrevivir en ambientes fríos; en la actualidad no existen marsupiales de distribución polar, a diferencia de los mamíferos placentarios que han logrado adaptarse en ambientes continentales tan extremos como el Ártico. Como se ha mencionado en el Capítulo 8, el mayor porcentaje de los nutrientes adquiridos del medio por parte de los marsupiales es utilizado para equilibrar el costo de la termoregulación (McNab, 2005). Dado que este costo depende del gradiente de temperatura entre el cuerpo y el ambiente, la vida en ambientes muy fríos incrementa ese gradiente y, por lo tanto, la energía necesaria para satisfacer las demandas homeostáticas. Sólo dos especies de marsupiales se distribuyen en las altas latitudes del continente sudamericano entre los 45°S y los 50°S; ambas tienen la capacidad de hibernar y almacenar grasa en la cola (Birney y Monjeau, 2003).

Aunque los efectos de la temperatura sobre la biología de los marsupiales son ampliamente conocidos, las precipitaciones no son frecuentemente consideradas como un factor de gran relevancia en la ecología de estos mamíferos. Fisher et al. (2001) analizan los factores que regulan las variables de historia de vida en los marsupiales y establecen que los patrones de precipitación tienen un impacto nulo sobre las mismas. Sin embargo, otros autores han proporcionado abundante información sobre la importancia de las lluvias en la determinación de las estrategias de vida adoptadas por los marsupiales (e.g., Lee y Cockburn, 1985). A modo de ejemplo, una de las variables de historia de vida más importante en la ecología de los marsupiales es la lactancia, ya que del normal devenir de la misma depende el éxito del evento reproductivo. Las hembras de marsupiales realizan el mayor gasto energético de su ciclo de vida durante la lactancia (Lee y Cockburn, 1985) para asegurar el desarrollo completo de su cría precoz. El período de lactancia está sincronizado con el lapso de mayor disponibilidad de alimento y agua, que resultan esenciales para sostener el complejo proceso trifásico de la lactancia en marsupiales (Shaw, 2006). En este contexto, es esperable entonces que tanto las temperaturas como las precipitaciones regulen en conjunto las historias de vida de los marsupiales, ya que impactan directamente sobre la disponibilidad de nutrientes. Al analizar la distribución geográfica de los marsupiales patagónicos vivos, Martín (2008) concluyó que las precipitaciones tienen un notable efecto sobre la distribución de las especies a nivel local. Bozinovic et al. (2004; véase también Körtner y Geiser (1998)) documentaron para *Dromiciops* la capacidad de entrar en torpor ante la disminución sostenida en la disponibilidad de alimento, un fenómeno también observado en otros

marsupiales de pequeño tamaño (Geiser, 2001; Geiser y Ferguson, 2001). Sobre esta base se puede establecer que el efecto de las precipitaciones está enmascarado en la disponibilidad de alimento, la cual, en el caso de las especies herbívoras, está ligada directamente a las precipitaciones. El registro fósil de los metaterios paleógenos evidencia el rol preponderante que las precipitaciones han jugado a lo largo de la historia evolutiva de los mismos, al menos en Patagonia. Las PMA han impactado en las comunidades paleógenas determinando la estructura del paisaje y la disponibilidad de alimento en los niveles más bajos de la pirámide trófica; esto se evidencia en la variación de la diversidad tanto taxonómica como ecológica.

En este trabajo se confirman las directas relaciones de dependencia que mantienen los metaterios con las variables ambientales. Las TMA son el principal factor regulador de la diversidad taxonómica en metaterios, del mismo modo que en la actualidad rigen su riqueza específica y distribución latitudinal. Las PMA constituyen un factor complementario, cuyos efectos aditivos a los de las TMA han quedado plasmados en los eventos de radiación durante el Eoceno temprano (cálido y húmedo), y en los de recambio durante el Eoceno medio-Oligoceno (frío y semi-árido).

## LOS METATHERIA COMO INDICADORES PALEOAMBIENTALES

Uno de los modelos más utilizados en análisis de sustentabilidad e impacto ambiental es el denominado PER (Presión-Estado-Respuesta) que sistematiza los indicadores ambientales a fin de organizar la información para la toma de decisiones (OCDE, 1993). Goin (2001) propuso la utilización de este modelo (con las modificaciones de Winograd, 1995) para el análisis de los cambios ambientales en el registro fósil. El modelo propone el uso de indicadores PEI/E (Presión-Estado-Impacto/Efecto). Los *Indicadores de Presión* (P) son aquellos que permiten reconocer y ponderar los factores causales de un determinado desequilibrio en las relaciones ambientales de un sistema. En términos globales, dichos indicadores suelen restringirse a fenómenos de naturaleza astronómica (ciclos solares, cambios orbitales terrestres, impactos meteoríticos etc.), geológica (tectónicos) o una mezcla de ambos. Los *Indicadores de Estado* (E) son aquellos que permiten reconocer y medir el cambio en las condiciones de la biósfera, o de porciones de ella, en función de los factores de presión ya señalados (cambios en las temperaturas, precipitaciones etc.). Los *Indicadores de Impacto/Efecto* (I/E) son aquellos que permiten reconocer aspectos puntuales (sobre las especies o comunidades biológicas particulares) del cambio de estado en las condiciones ambientales.

En el caso de las asociaciones de metaterios del Paleógeno se han identificado una serie de eventos, ampliamente documentados, los que debieron haber impactado en variados aspectos de dichas asociaciones. Los mismos pueden ser considerados indicadores en los distintos niveles antes mencionados.

## Indicadores de Presión

### *Geológicos y oceanográficos*

**1-** Entre los eventos de mayor magnitud ocurridos durante el Cenozoico se han identificado los procesos extensionales asociados al rifting del Océano Atlántico como probables factores reguladores de la distribución de metaterios durante el Paleógeno temprano. Como se mencionó en el Capítulo 5, el proceso de rifting activo que tuvo lugar en América del Sur generó seis megadomos a lo largo del litoral atlántico que tuvieron un impacto directo sobre las configuraciones paleohidrográficas del continente (Ribeiro, 2006) y sobre las potenciales vías de dispersión entre las distintas localidades con metaterios de comienzos del Paleógeno. La evolución del Macizo Nordpatagónico y su emplazamiento definitivo como principal relieve positivo en Patagonia durante el Paleógeno ha sido recientemente analizada por Aragón et al. (2011), quienes sostienen que este elemento estructural constituyó la principal barrera geográfica que separó la Región Neotropical (del Reino Holotropical) de la Región Andina (del Reino Austral) durante el Paleógeno. Adicionalmente, la distribución de las cuencas de rift cretácicas originadas a partir del aulacógeno del Colorado (véase el Capítulo 5) coinciden geográficamente con la Zona de Transición entre ambas regiones biogeográficas; posiblemente hayan constituido las vías de dispersión que conectaron, hasta el levantamiento definitivo del Macizo Norpatagónico, las asociaciones de Patagonia con las extra-patagónicas.

**2-** Otro de los eventos tectónicos que impactaron sobre los patrones globales de circulación oceánica y atmosférica son la formación de la Dorsal del Atlántico Norte con el vulcanismo asociado y la colisión de las placas asiática e índica (véase el Capítulo 5).

**3-** El evento tectónico que quizá haya tenido el impacto más notorio sobre las comunidades de metaterios de América del Sur, es el relacionado a la Apertura del Pasaje de Drake y del Mar de Tasmania (Capítulo 5). Este evento marca el establecimiento definitivo de la Corriente Circumpolar Antártica y coincide con el mayor evento glacial del Paleógeno, evento ocurrido hacia el límite Eoceno-Oligoceno (“O1”).

**4-** Los eventos tectónicos y volcánicos asociados al diastrofismo andino han jugado un rol importante. El subciclo paleógeno de la orogenia andina (Ramos, 1999) determinó la reactivación de fallas y lineamientos en el noroeste argentino, el emplazamiento del arco volcánico paleógeno y la subducción de la dorsal Farellón-Aluk, lo que propició el levantamiento del Macizo Norpatagónico (Aragón et al. 2011).

**5-** Los eventos transgresivos-regresivos que tuvieron lugar durante el Paleógeno (Haq et al. 1987) impactaron notablemente en los ambientes continentales. Particularmente en Patagonia y el NO, el evento transgresivo del Maastrichtiano-Daniano constituyó, para esos tiempos, una barrera física a la dispersión de las faunas. Los eventos regresivos posteriores tuvieron un efecto notable sobre los ambientes desarrollados en Patagonia, particularmente en la Cuenca del Golfo San Jorge, mediante la regulación del nivel de base de los sistemas fluviales que determinaron los ciclos erosivos que, en general, corresponden a los grandes hiatos del registro continental de Patagonia (véase Malumíán, 1999).



### *Geoquímicos*

Los eventos geoquímicos asociados principalmente a la composición química de los océanos se han reconocido como agentes causales de cambios drásticos en las circulación oceánica y atmosférica que han impactado directamente sobre las temperaturas ambientales. El límite Paleoceno-Eoceno (LPTM) constituye un ejemplo clásico de incremento rápido de las temperaturas ambientales producto de variaciones en los ciclos geoquímicos (Capítulo 5). La inyección masiva de carbono enriquecido ( $C^{12}$ ) en la interfase océano-atmósfera, como consecuencia de la liberación de enormes cantidades de metano (potente gas invernadero) acumuladas en el lecho oceánico, provocó un aumento de la salinidad de los océanos y la reversión de la corriente de circulación termohalina. Este ingreso masivo de carbono en el sistema actuó como agente disparador de un mecanismo de retroalimentación positiva que aumentó las concentraciones de  $CO_2$  atmosférico, provocando el evento térmico del Eoceno temprano (EECO). El calentamiento transitorio del Eoceno Medio ha sido asociado también a un incremento en las concentraciones de  $CO_2$  (Bijl et al., 2010; Pearson, 2010).

### Indicadores de Estado

Se han identificado los eventos térmicos y las variaciones en las precipitaciones como indicadores de estado.

### *Temperaturas*

**1- PETM + EECO:** Máximo Térmico del Paleoceno Tardío + Óptimo climático del Eoceno temprano: el rápido calentamiento de las aguas profundas en un rango de entre 4 y 8°C en aproximadamente 10.000 años (LPTM). Hacia el Eoceno temprano las temperaturas alcanzan los valores máximos del Cenozoico (EECO) y se registran en los medios continentales temperaturas medias anuales superiores a 19°C (Hinojosa, 2005) e incluso superiores a los 20 °C que representa el límite térmico a las floras megatermales (Barreda y Palazzesi, 2007). En el ámbito oceánico este evento se caracteriza por una ralentización de la circulación termohalina como consecuencia de la anulación del gradiente térmico vertical y latitudinal (océanos con temperaturas cálidas homogéneas en todo el globo).

**2- “Oi1”:** evento glacial del Oligoceno temprano. Una brusca caída de las temperaturas oceánicas por debajo de los 3°C (Zachos et al., 2001) como consecuencia del establecimiento de las primeras capas permanentes de hielo en Antártida. Este evento está asociado a los eventos tectónicos ya mencionados, como la apertura final del Pasaje de Drake y la (previa) apertura de la “Puerta de Tasmania”, que permitieron el establecimiento de la Corriente Circumpolar Antártica, principal reguladora del clima continental en América del Sur.

Entre ambos eventos termales (máximo y mínimo) se produce un suave y progresivo descenso de las temperaturas ambientales que es interferido solamente por el evento de calentamiento transitorio del Eoceno Medio (MECO, acrónimo de Middle Eocene Climatic Optimum).

### *Precipitaciones*

Se han identificado dos períodos mayores caracterizados por regímenes de precipitaciones medias altos y bajos.

**1-** Paleoceno temprano - Eoceno medio: este lapso se caracteriza por presentar PMA superiores a los 150 cm. Este intervalo temporal va desde la Edad Tiupampense hasta la Subedad Vaquense inclusive.

**2-** Eoceno medio/tardío - Oligoceno tardío. Este lapso se caracteriza por presentar regímenes de PMA inferiores a 100 cm, con valores mínimos hacia el límite Eceno-Oligoceno. Este lapso abarca desde la Subedad Barranquense hasta la Edad Deseadense.

Los dos indicadores de estado antes mencionados han afectado de manera conjunta diversos atributos de las comunidades de metaterios, por lo que es difícil establecer, salvo en atributos específicos, la acción individual de las temperaturas y las precipitaciones.

### Indicadores de Impacto/Efecto

Se han establecido como indicadores de Impacto/Efecto los siguientes atributos de las asociaciones de metaterios paleógenos. Estos atributos evidencian respuestas a los Indicadores de Estado antes mencionados.

**1- Diversidad total.** La riqueza de especies está influenciada por las temperaturas medias anuales y las temperaturas medias del mes más frío. Esto queda demostrado en la respuesta de las comunidades a los eventos termales del Paleógeno: la mayor riqueza de especies, tanto a nivel de Metatheria como en los distintos órdenes de radiación paleógena, ocurrió durante los intervalos de TMA superiores a 19 °C y TMF superiores 10 °C. Si se comparan los valores de TMA y TMF de los diversos intervalos del Paleógeno con los observados a nivel latitudinal en la actualidad (Tabla 18.1), se aprecia que el número de especies de metaterios es muy similar en las asociaciones paleógenas y las actuales con similares valores térmicos, a excepción del Itaboraense que exhibe valores de riqueza muy superiores a los observados en la actualidad en las bajas latitudes. En este sentido, y tal como ocurre en la actualidad, las temperaturas parecen haber sido el principal factor regulador de la diversidad de los metaterios en el pasado.

LATITUD	TMA (°C)	Nº ESPECIES VIVIENTES	Nº ESPECIES PALEÓGENO
10°N - 5°N	24.8	28	ITA=56; SAPO=40 (TMA>19°C)
5°N - 0°	25.9	27	
0° - 5°S	26	27	
5° - 10°S	24.4	29	
10° - 15°S	23.6	30	
15° - 20°S	22	30	
20° - 25°S	20.1	28	VAQ=10; BAR=22; MUS=20 (TMA=18°C)
25° - 30°S	17.8	17	
30° - 35°S	16.3	8	TIN=16 (TMA=16°C)
35° - 40°S	13.8	7	CAN=10; DES=14 (TMA=15°C)

40° – 45°S	11	4	
45° – 50°S	12	2	

*Tabla 18.1. Valores de PMA y riqueza de especies de metaterios para las bandas latitudinales de América del Sur en la actualidad en comparación con los valores para el Paleógeno. Los datos de comunidades actuales fueron tomados de Birney y Monjeau (2003).*

**2- Índices tróficos.** Se ha comprobado una relación de dependencia entre los índices tróficos y las PMA. Particularmente, se han identificado a los tipos frugívoros estrictos y frugívoros en general como indicadores de ambientes húmedos, mientras que los tipos granívoros y carnívoros se han establecido como indicadores de ambientes más áridos.

Durante el lapso Itaboraiense-Vaquense, en el que las PMA se mantuvieron por encima de los 150 cm, dominaron los tipos frugívoros (> 70%) (Fig. 16.4). Cuando se analizan los frugívoros de Patagonia exclusivamente, se observa la gran diferencia en los porcentajes del lapso Itaboraiense-Sapoense y el del Barranquense-Deseadense (Fig. 16.5a). Hacia el Barranquense los frugívoros disminuyen a la mitad su porcentaje de representación en las asociaciones Patagónicas. Si se analizan los frugívoros estrictos de Patagonia (16.5b), los mismos alcanzan un máximo en el lapso Itaboraiense-Paso del Sapo, en el que las PMA fueron superiores a 170 cm (Tabla 16.1) y luego decaen abruptamente para constituir, en el Barranquense, menos del 10% del total de metaterios. Si se comparan estos porcentajes con los observados en la actualidad, los frugívoros no alcanzan a conformar más del 25 % del total de metaterios en las regiones ecuatoriales y tropicales de América del Sur (Birney y Monjeau, 2003). Este valor contrasta notablemente con los valores máximos de 80% y mínimos de 60% alcanzados en el lapso Itaboraiense-Sapoense. Esto pone de manifiesto, por un lado, la enorme diversidad taxonómica de los metaterios en el Paleógeno; por el otro, la ausencia de competidores placentarios (e.g., primates) en el Paleógeno temprano, en el que los metaterios dominaban las asociaciones de mamíferos (Goin et al. 2011).

Los granívoros exhiben un porcentaje máximo de representación durante la Subedad Vaquense (las especies de Groeberia y Bonaparteriidae de Divisadero Largo y Lumbrera (Fig. 16.6). Posteriormente, a partir del Mustersense, se convierten en un elemento importante de las asociaciones que constituyen entre el 30 y el 40% de las especies. El período Barranquense-Deseadense está signado por PMA inferiores a 100 cm. La edad Mustersense, junto con la Tinguiririquense, constituyen los intervalos más secos del Paleógeno. Si se tienen en cuenta los granívoros de Patagonia exclusivamente (Fig. 16.7), los valores máximos de granívoros se acotan al intervalo Tinguiririquense-La Cantera.

Los carnívoros tienen una distribución bimodal (Fig. 16.11) que permanece con la misma forma aun cuando se consideran exclusivamente los carnívoros de Patagonia (Fig. 16.12). El primer máximo es alcanzado en la Subedad Barranquense; el segundo en la Edad Deseadense. Si se analiza el total de carnívoros del continente, la Edad Deseadense muestra un máximo de representación del 70%, contra el 30 que es referido al Barranquense. Sin embargo, cuando se analiza exclusivamente el gremio carnívoro de Patagonia, tanto el Barranquense como el Deseadense tienen un porcentaje de carnívoros del 30%.

Como se dijo anteriormente, el lapso Barranquense-Deseadense está caracterizado por PMA inferiores a 100 cm.

**3- Tamaño corporal.** Se han identificado ajustes a la Regla de Bergman en distintos niveles taxonómicos.

*Polydolopiformes*: se encontró una tendencia general entre los representantes del suborden al incremento en las masas corporales, concomitantemente con la disminución de las TMA ( $R^2 = 0.78$ ) (Fig. 14.12).

Adicionalmente, el género *Kramadolops* exhibe una tendencia al incremento en la masa corporal como consecuencia de la disminución de las TMA.

*Paucituberculata*: se encontró una relación negativa entre la masa corporal y las TMA ( $R^2 = 0.73$ ). Los tamaños aumentan a medida que las TMA se hacen progresivamente más frías.

*Microbiotheria*: se registraron dentro de la familia Woodburnodontidae incrementos latitudinales de la masa corporal. Las especies de menor tamaño se han registrado en el Itaboraiense de Patagonia; la más grande, en la Fauna de La Meseta (aquí correlacionada temporalmente con la fauna de Paso del Sapo). Dado que la especie antártica supera en 2,4 veces a la más grande de Patagonia, aunque las faunas son sincrónicas se ha interpretado este proceso como una respuesta adaptativa a nivel familiar a las TMA más bajas en Antártida en relación a Patagonia.

La acción conjunta de las TMA y las PMA queda en evidencia cuando se analizan los procesos de radiación, extinción y recambios taxonómicos y funcionales. En la Fig. 17.18 se sintetizaron la riqueza de especies para cada orden de metaterios y la evolución de las PMA y las temperaturas globales. El intervalo Itaboraiense-Paso del Sapo constituye el lapso de mayor radiación adaptativa. Este proceso involucró a todos los órdenes de metaterios, si bien fue particularmente importante en los “Ameridelphia” y en los Polydolopimorphia Polydolopiformes y Bonapartheriiformes. El intervalo Barranquense-Tinguiriquense representa un lapso de recambio taxonómico y funcional en los Polydolopiformes y Bonapartheriiformes. En el primero, los taxones frugívoros son reemplazados por los frugívoro/folívoros de tamaño grande. En el segundo, los taxones con algún componente frugívoro en su dieta son reemplazados por granívoros tanto estrictos como mixtos que se diversifican notablemente en la edad Tinguiriquense. Los “Ameridelphia” disminuyen progresivamente su diversidad durante este intervalo y, para el Oligoceno temprano-medio (fauna de La Cantera) están completamente extintos. Este proceso de recambios ocurre como consecuencia del pasaje desde ambientes cálidos y húmedos ( $TMA > 19^\circ\text{C}$  y  $PMA > 150\text{ cm}$ ) hacia ambientes ligeramente más templados pero secos ( $TMA = 18^\circ\text{C}$ ,  $PMA < 100\text{ cm}$ ).

El siguiente cuadro sintetiza el modelo de impacto aplicado al registro paleógeno de metaterios.

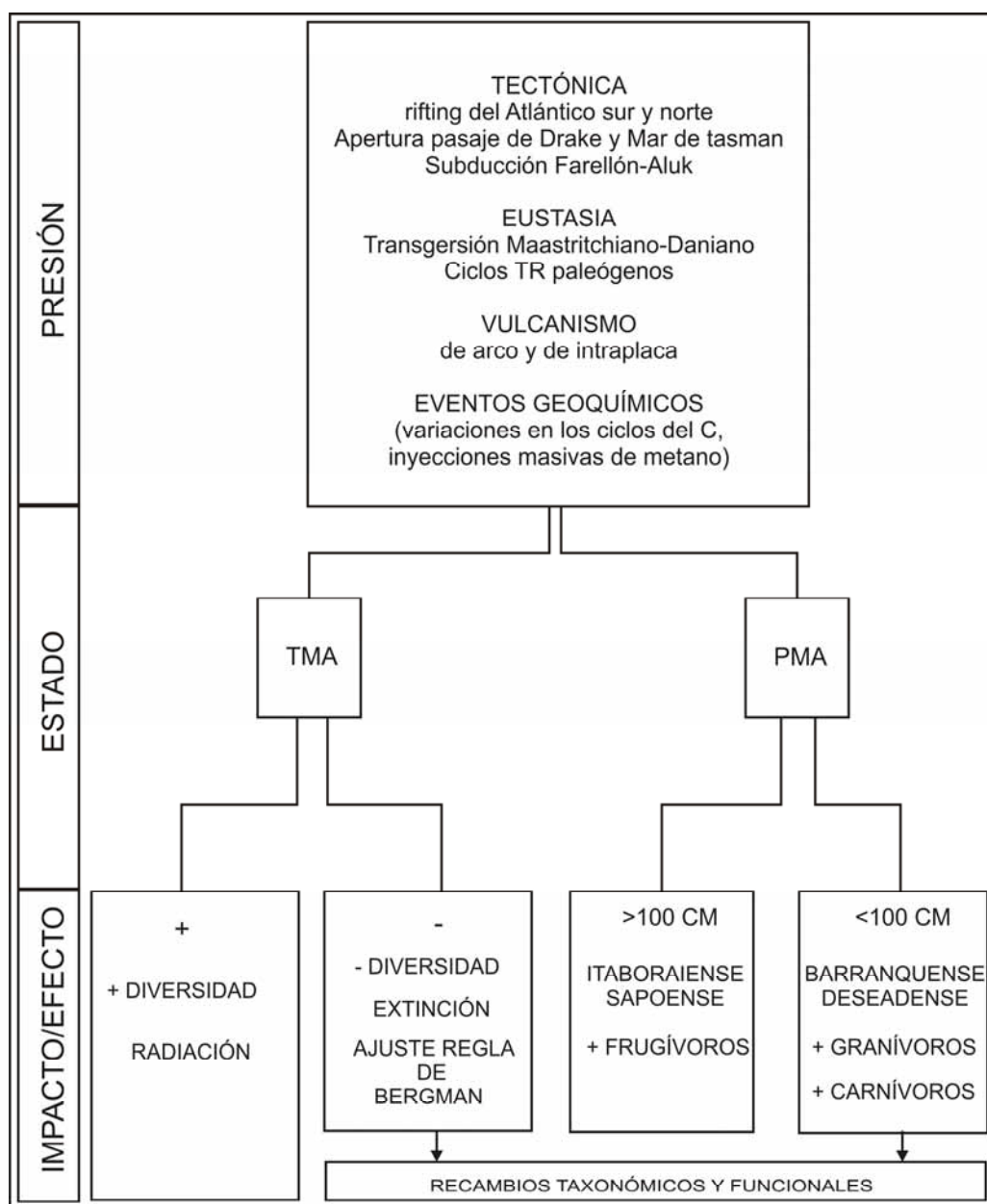


Fig. 18.1. Modelo de Presión-Estado-Impacto/efecto aplicado al registro paleógeno de metaterios.

En el contexto del actual proceso de calentamiento global, es esperable que las comunidades de metaterios experimenten procesos de especiación y de expansión hacia nuevos hábitats conforme disminuya el gradiente latitudinal de las temperaturas. Sin embargo, aunque la historia evolutiva de los metaterios en América del Sur permite sostener esta hipótesis, no se tienen en cuenta en este modelo los efectos de la fragmentación del hábitat que ocurren en las comunidades actuales. En tal sentido, un interesante estudio futuro sería el análisis más profundo de las comunidades de metaterios que han estado sometidas a repetidos procesos de perturbación ecosistémica, tales como el vulcanismo cíclico (e.g. la fauna de Paso del Sapo en el contexto del Complejo Volcánico-Piroclástico del Río Chubut Medio; Aragón y Mazzonni, 1997).

## CAPÍTULO 18. CONCLUSIONES

Este trabajo de tesis constituye la etapa inicial de un relevamiento de base, comprehensivo y sistemático de las estrategias tróficas sobrellevadas por los mamíferos Metatheria durante el Paleógeno en América del Sur. El análisis conjunto de los cinco agrupamientos paleógenos de metaterios aquí considerados constituye un punto de partida para futuros estudios intragrupal que se enfoquen en la determinación de aspectos más específicos de la dieta (e.g., tipo de insectos consumidos por los insectívoros, tipo y dureza de los frutos consumidos por los frugívoros, etc.). Adicionalmente, aporta información paleobiológica relevante contenida en las estimaciones de masa corporal, información desconocida hasta el momento para la gran mayoría de las especies paleógenas. Las principales conclusiones de este trabajo son las siguientes:

### 1- *Sobre las hipótesis dietarias*

Los metaterios del Paleógeno de América del Sur ocuparon los siguientes nichos tróficos: frugívoros, insectívoros, granívoros, folívoros y carnívoros.

El nicho de la frugivoría fue explotado ampliamente por los metaterios tanto en un sentido estricto como en combinación con otros tipos dietarios (e.g., frugívoro-insectívoros, frugívoro-folívoros y granívoro-frugívoros). Adicionalmente, los tipos frugívoros abarcaron una amplia gama de masas corporales, incluyendo pequeños (100g-500g), medianos (500-1000g) y grandes (>1000g).

El nicho de la insectivoría fue explotado por los metaterios en su sentido más estricto y en combinaciones con otras categorías alimentarias (insectívoro-frugívoros y granívoro-insectívoros). Los tamaños corporales ocupados por los insectívoros fueron muy pequeños (<10g) y pequeños (100-500g).

El nicho de la folivoría fue explotado por los metaterios en su sentido estricto y combinado con otras categorías (granívoro-folívoros y frugívoro-folívoros). Los folívoros ocuparon un rango de tamaños que incluye pequeños (100-500g), medianos (500-1000g) y grandes (>1000g).

El nicho de la granivoría fue ampliamente utilizado por los metaterios tanto en su sentido estricto como mixto (granívoro-insectívoros, granívoro-folívoros). Los tamaños ocupados por los granívoros en cualquiera de sus combinaciones fueron pequeños (100-500g).

El nicho de la carnivoría fue explotado por los metaterios verificándose tipos mesocarnívoros e hipercarnívoros. Los hipercarnívoros, adicionalmente, fueron en su mayor parte depredadores activos, si bien se verifican también tipos osífragos (quebrantahuesos). Los rangos de tamaño ocupados por los carnívoros fueron pequeños (1-2 kg), medianos (2-10 kg) y grandes (>10kg). Se verificaron tipos excepcionalmente grandes como *P. gigantea*, con una masa corporal estimada de 93 kg.

Desde el punto de vista taxonómico los diversos agrupamientos ocuparon las siguientes categorías tróficas:

“*Ameridelphia*”: insectívoros estrictos, insectívoro/frugívoros, frugívoros, granívoros y mesocarnívoros.

### *Polydolopimorphia*

- *Polydolopiformes*: insectívoros/frugívoros, frugívoros y frugívoros/folívoros.
- *Bonapartheriiformes Bonapartheriioidea*: granívoros/insectívoros, folívoros estrictos frugívoros/granívoros y granívoros.
- *Bonapartheriiformes Argyrolagoidea*: granívoros, granívoros/folívoros e insectívoros.
- Microbiotheria*: insectívoro/frugívoros y frugívoros.
- Paucituberculata*: insectívoros estrictos, insectívoros/frugívoros.
- Sparassodonta*: mesocarnívoros, hipercarnívoros depredadores e hipercarnívoros quebrantahuesos.

## **2- Sobre las asociaciones de metaterios y las variables ambientales**

La diversidad específica de metaterios a lo largo del Paleógeno ha demostrado una dependencia de las variables climáticas, principalmente de las TMA y las TMF. Los eventos de radiación ocurrieron durante los intervalos con TMA superiores a 19°C y TMF superiores a 10°C.

Los eventos de extinción ocurrieron cuando las temperaturas ambientales disminuyeron por debajo de los 16°C y las TMF se establecieron de los 8°C.

La diversidad de tipos tróficos fue variando de acuerdo a los valores de PMA. Mientras las PMA permanecieron por encima de los 100cm, el tipo trófico dominante fue el de la frugivoría. Cuando las PMA cayeron por debajo de los 100cm los tipos tróficos más abundantes fueron los granívoros y los carnívoros.

Los eventos de recambio funcional y taxonómico están asociados al efecto conjunto de las TMA y las PMA. Hacia la Subedad Barranquense se produce un brusco descenso de las PMA desde valores cercanos a los 150cm hasta valores de 85cm, mientras las TMA permanecieron en valores de 18 °C. Estas condiciones templadas y relativamente secas se mantienen hasta la edad Mustersense. Posteriormente se produce una notable caída de las temperaturas asociadas al evento “Oi1”. Durante este lapso las comunidades de metaterios verifican la progresiva disminución en la riqueza de especies de los “Ameridelphia”, los Polydolopiformes que no varían su diversidad notablemente experimentan un recambio funcional verificando casi exclusivamente especies frugívoro/folívoras de gran tamaño. Los Bonapartheriiformes se hacen progresivamente más diversos en los nichos estrictamente granívoros y se produce un progresivo reemplazo de los Bonapartheriioidea por parte de los Argyrolagoidea. En síntesis, se produce un evento de recambio funcional y taxonómico de primera magnitud, el más importante de la historia cenozoica de los Metatheria sudamericanos.

Diversos linajes de metaterios exhiben relaciones negativas entre la masa corporal y las TMA verificando la Regla de Bergman a diversos niveles jerárquicos. Los Polydolopiformes y los Paucituberculata se ajustan a la Regla de Bergman a nivel subordinal y ordinal respectivamente. Los Polydolopiformes exhiben, además, incrementos clinales en la masa corporal de algunos géneros (*Kramadolops*). Los Microbiotheria se ajustan a la Regla de Bergman en un caso: la familia Woodburnodontidae.

En síntesis, el principal atributo de las comunidades de metaterios que atestigua la dependencia de los mismos con las TMA es la riqueza de especies. La utilización de los índices tróficos ha permitido establecer el valor de las PMA como factor complementario en la regulación de las comunidades de

metaterios. Finalmente, los distintos ajustes a la Regla de Bergman ponen de manifiesto la respuesta de taxones individuales a las variaciones en las TMA.

***3- Las TMA y TMF son los principales factores modeladores de las asociaciones de metaterios durante el Paleógeno, tal como sucede en la actualidad***

El paralelismo existente entre el número de especies de las asociaciones de metaterios paleógenas y las actuales con similares valores de TMA y TMF constituye una fuerte evidencia del impacto que las temperaturas ambientales tienen sobre la biología de los metaterios.

***4- Los metaterios son indicadores ambientales confiables***

La identificación de las TMA y las PMA como índices de Estado (en un esquema PEI/E de indicadores) ha permitido construir un modelo de impacto aplicado al registro paléogeno de metaterios. Sobre la base de la información disponible se han establecido los principales procesos generadores de las fluctuaciones en las variables ambientales. Sobre esta base y teniendo en cuenta la respuesta de los metaterios a las TMA y PMA es posible hipotetizar que, en el contexto del actual proceso de cambio climático, es esperable que las comunidades de metaterios experimenten procesos de especiación y de dispersión hacia nuevos ambientes en respuesta al ascenso de las TMA. Sin embargo, esta apreciación es parcial, ya que no contempla otros factores involucrados en el actual proceso de cambios globales, tales como la fragmentación antrópica del hábitat.



## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABELLO, M. A., 2007. Sistemática y bioestratigrafía de los Paucituberculata (Mammalia, Marsupialia) del Cenozoico de América del Sur. (Tesis Inédita), Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 381 pp.
- ABELLO, M.A. Y CANDELA, A. M. 2010. Postcranial skeleton of the Miocene Marsupial Palaeothentes (Paucituberculata, Palaeothentidae): Paleobiology and phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 5: 1515-1527.
- AGRAWALL, K.R.; LUCAS, P.W.; PRINZ, J.F. Y BRUCE, I.C. 1997. Mechanical properties of foods responsible for resisting food breakdown in the human mouth. *Archives of Oral Biology*, 42(1): 1-12.
- ALONSO, R.N., GUTIÉRREZ, R., PASCUAL, R. Y RASKOVSKY, M. 1982. El Grupo Pastos Grandes (Puna Salteña). Mamíferos de su Formación Pozuelos y su antigüedad. *Tercer Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Resúmenes.
- ALLEN, C.R.; GARMESTANI, A.S.; HAVLICEK, T.D.; MARQUET, P.A.; PETERSON, G.D.; RESTREPO, C.; STOW, C.A. Y WEEKS, B.S. 2006. Patterns in body mass distributions: sifting among alternative hypotheses. *Ecology Letters*, 9(5):630-643.
- ALVARENGA, H.M.F. Y HÖFLING, E. 2003. Systematic revisión of the Phorusrhacidae (Aves: Ralliformes). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 43(4):55-91.
- AMEGHINO, F. 1895. Première contribution a la connaissance de la faune mammalogique des couches a Pyrotherium. *Bol. Inst. Geogr. Arg.*, 15, pp. 603-660.
- AMEGHINO, F. 1897. Mammifères crétacés de l' Argentine. (Deuxième contribution a la connaissance de la faune mammalogique des couches à Pyrotherium). *Boletín del Instituto Geográfico Argentino*, 18: 406-521.
- AMEGHINO, F. 1897. Mammifères crétacés de l' Argentine. (Deuxième contribution a la connaissance de la faune mammalogique des couches à Pyrotherium). *Boletín del Instituto Geográfico Argentino*, 18: 406-521.
- AMEGHINO, F. 1899. *Sinópsis geológico-paleontológica. Suplemento* (Adiciones y correcciones) 1: 13 pp., La Plata.
- AMEGHINO, F. 1902a. L' age des formations sédimentaries de Patagonie. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 50: 109-130.
- AMEGHINO, F. 1902b. Notice préliminaires sur les mammifères nouveaux des terrains crétacés de Patagonie. *Boletín de la Academia de Ciencias de Córdoba*, 17: 71-141.
- AMEGHINO, F. 1906. Les formations sédimentaires du crétacé supérieur et du tertiaire de Patagonie avec un parallèle entre leurs faunes mammalogiques et celles de l' ancien continents. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, 8 (3): 1-568.
- AMICO, G., Y AIZEN, M. A. 2000. Mistletoe seed dispersal by a marsupial. *Nature*, 408: 929-930.
- APLIN, K. P., ARCHER, M., 1987. Recent advances in marsupial systematics with a new syncretic classification. In: Archer, M. (Ed.), *Possums and Opossums - Studies in Evolution* Vol 1, Surrey Beatty and Sons, Sydney, pp. xv-lxxii.
- ARAGÓN E., Y MAZZONI M. 1997. Geología y estratigrafía del Complejo Volcánico Piroclástico del Río Chubut Medio (Eoceno), Chubut, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 52 (3): 243-256.
- ARAGÓN, E.; AGUILERA, Y.E.E; CONSOLI, V.C.; CAVAROZZI, C.E. Y RIBOT, A. 2004. Las Andesitas Estrechura del Complejo Volcánico Piroclástico del Río Chubut Medio (Paleoceno-Eoceno Medio). *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 59 (4): 619-633.
- ARGOT, C. 2001. Functional-adaptive anatomy of the forelimb in the didelphidae, and the paleobiology of the paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology*, 247 (1): 51-79.
- ARGOT, C. 2003. Functional adaptations of the postcranial skeleton of two Miocene borhyaenoids (Mammalia, Metatheria) *Borhyaena* and *Prothylacynus*, from South America. *Palaeontology* 46, 1213-1267.
- ARGOT, C. 2004. Evolution of South American mammalian predators (Borhyaenoidea): anatomical and palaeobiological implications. *Zoological Journal of Linnean Society* 140, 487-521.
- ARGOT, C. Y BABOT, J. 2011. Postcranial morphology, functional adaptations and paleobiology of *Callistoe vincei*, a predaceous metatherian from the Eocene of Salta, North-western Argentina. *Paleontology*, 54 (2): 447-480.
- ASTÚA DE MORAES, D., SANTORI, R.T.; FINOTTI, R.Y CERQUEIRA, R. 2003. Nutritional and fibre contents of laboratory-established diets of Neotropical opossums (Didelphidae). En: Jones, M., Dickman, C., Archer, M. (Eds.). *Predators with Pouches: The Biology of Carnivorous Marsupials*. CSIRO Publishing, Colingwood, pp. 229-237.
- BABOT, M.J.; POWEL, J.E. Y MUIZON, C. 2002. *Callistoe vincei*, a new Proborhyaenidae (Borhyaenoidea, Metatheria, Mammalia) from the Early Eocene of Argentina *Callistoe vincei*, un nouveau Proborhyaenidae (Borhyaenoidea, Metatheria, Mammalia) de l'Éocène basal d'Argentine. *Geobios* 35: 615-629.
- BARNOSKY, A. D. 2001. Distinguishing the effects of the red queen and court jester on Miocene mammal evolution in the northern Rocky Mountains. *J. Vertebr. Paleontol.* 21, 172-185.
- BARNETT, J.L., A. Y HOW, R.R.A. 1984. The Population Biology of *Pseudocheirus peregrinus*. Pp. 261-268 in A. Ian Hume, ed. *Possums and Gliders*. New South Wales: Surrey Beatty & Sons Pty Limited.
- BARREDA, V. Y PALAMARCZUCK, S. 2000. Palinoestratigrafía de depósitos del Oligoceno tardío-Mioceno, en el área sur del Golfo San Jorge, provincia de santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana*, 37: 103-117.
- BARREDA, V. Y PALAZZESI, L. 2007. Patagonian Vegetation Turnovers during the Paleogene-Early Neogene: Origin of Arid-Adapted Floras. *The Botanical Review* 73: 31-50.
- BARREDO, S. P. Y STINCO, L.P. 2010. Geodinámica de las cuencas sedimentarias: su importancia en la localización de sistemas petroleros en la Argentina. *Petrotecnia* 2010: 48-68.
- BECK, R. M. D. 2008. A Dated Phylogeny of Marsupials Using a Molecular Supermatrix and Multiple Fossil Constraints. *Journal of Mammalogy* 89:175-189.
- BEGON, M.J., HARPER, L. Y TOWNSEND, C.R. 2005. *Ecology: Individuals, populations and communities*. 5ta.ed. Blackwell Scientific, Boston. 1148 PP.
- BEERLING, D.J. Y OSBORNE, C.P. 2002. Physiological ecology of Mesozoic polar forests in a high CO2 environment. *Ann. Bot.* 89:329-39.
- BELLOSI, E.S. 2010. Loessic and fluvial sedimentation in Sarmiento Formation pyroclastics, middle Cenozoic of central Patagonia. En R.H. Madden, A.A. Carlini, M.G. Vucetich y R.F. Kay (eds), *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*, Cambridge University Press, New York, pp: 278-292.
- BELLOSI, E. S. Y MADDEN, R. H. 2005. Estratigrafía física preliminar de las secuencias piroclásticas terrestres de la formación Sarmiento (Eoceno-Mioceno) en la Gran Barranca, Chubut. *16º Congreso Geológico Argentino*, Simposios: 305.
- BELLOSI, E.S. Y GONZALES, 2010. Paleosols of the middle Cenozoic Sarmiento Formation, central Patagonia. En R.H. Madden, A.A. Carlini, M.G. Vucetich y R.F. Kay (eds), *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*, Cambridge University Press, New York, pp: 293-305.
- BELLOSI, E.S.; LAZA, J.H.; SÁNCHEZ, M.B. Y GENISE, J.F. 2010. Ichnofacies analysis of the Sarmiento Formation (middle Eocene – early Miocene) at Gran Barranca, central Patagonia. En R.H. Madden, A.A. Carlini, M.G. Vucetich y R.F. Kay (eds), *The Paleontology of*

Gran Barranca: *Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*, Cambridge University Press, New York, pp: 306-316.

**BENEDETTO, J.L. 2010.** El continente de Gondwana a través del tiempo. Una introducción a la Geología Histórica. Academia Nacional de Ciencias. Córdoba.

**BENINGTON, J.B. Y BAMBACH, R.K. 1996.** Statistical testing for paleocommunity recurrence: Are similar fossil assemblages ever the same?. *Paleogeography, Paleoclimatology and Paleocology*, 127: 107-133.

**BERGQVIST, L.P.; MANSUR, K.; RODRIGUES, M.A.; RODRIGUES-FRANCISCO, B.H.; PEREZ, R.A.R.; BELTRÃO, M.C.M.C.**

**2008.** Itaboraí Basin, State of Rio de Janeiro - The cradle of mammals in Brazil. En: Winge, M.; Schobbenhaus, C.; Souza, C.R.G.;

Fernandes, A.C.S.; Berbert-Born, M.; Queiroz, E.T.; (Edit.) *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*.

<http://www.unb.br/ig/sigep/sitio123/sitio123english.pdf>

**BIJL, P. K.; HOUBEN, A. J. P.; SCHOUTEN, S.; BOHATY, S. M.; SLUIJS, A. REICHART, G. J.; SINNINGHE DAMSTÉ, J. S. Y BRINKHUIS, H. 2010.** Transient Middle Eocene Atmospheric CO<sub>2</sub> and Temperature Variations. *Science*: 330 (6005), 819-821.

**BIRNEY, E.C Y MONJEAU, J.A. 2003.** Latitudinal variation in south American marsupial biology. En: Menna J, Dickman, C y Archer, M. (Eds.) *Predators with pouches. The biology of carnivorous marsupials*. Cambridge University Press. Csiro Publishing, Colingwood, Australia, 297-317.

**BLOIS, J. L. AND HADLY, E. A., 2009.** Mammalian Response to Cenozoic Climatic Change. *Annual Reviews of Earth and Planetary Science* 37:181-208.

**BOHATY, S. M. Y ZACHOS, J.C. 2003.** Significant Southern Ocean warming event in the late middle Eocen., *Geology*, 31: 1017-1020.

**BONAPARTE, J. F., VAN VALEN L. M. Y KRAMARTZ A. 1993.** La Fauna local de Punta peligro, Paleoceno inferior, de la provincia del Chubut, Patagonia, Argentina. *Evolutionary Monographs* 14: 1-61.

**BOND, M. Y PASCUAL, R. 1983.** Nuevos y elocuentes restos craneanos de *Proborhyaena gigantea* Ameghino, 1897 (Marsupialia, Borhyaenidae, Proborhyaeninae) de la edad Deseadense. Un ejemplo de coevolución. *Ameghiniana*, 10 (1-2): 47-60.

**BOND, M., CARLINI, A. A., GOIN, F. J., LEGARRETA, L., ORTIZ- JAUREGUIZAR, E., PASCUAL, R. Y**

**ULIANA, M. A. 1995.** Episodes in South American land mammal evolution and sedimentation: testing their apparent concurrence in a Paleocene succession from central Patagonia.

Actas VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Trelew, Argentina, 47-58.

**BOZINOVIC, F., RUIZ, G., CORTÉS, A. Y ROSENMAN, M. 2005.** Energetics, thermoregulation and torpor in the Chilean mouse-opossum *Thylamys elegans* (Didelphidae). *Revista Chilena de Historia Natural*. 78: 199-206.

**BOWN, T. M. Y FLEAGLE, J. G., 1993.** Systematics, Biostratigraphy, and dental evolution of the Palaeothentidae, later Oligocene to early-middle Miocene (Deseadan-Santacrucian) caenolestoid marsupials of South America. *Memoirs of the Paleontological Society*, 29: 1-76. Supplement of the *Journal of Paleontology*, 67 (2).

**BOWN, T.M. Y KRAUS, M.J. 1979.** Origin of the tribosphenic molar and metatherian and eutherian dental formulae. En: Lillegraven, J.A.; Kielan-Jaworowska, Z. y Clemens, W.A. (Eds.). *Mesozoic Mammals: the first two- third of mammalian history*. University of California Press, Berkeley. Pp.172-181.

**BOZINOVIC, F., RUIZ, G. Y ROSENMAN, M. 2004.** Energetics and torpor of a South American "living fossil", the microbiotheriid *Dromiciops gliroides*. *Journal of Comparative Physiology B* 174, 293-297.

**BOZINOVIC, F., RUIZ, G., CORTÉS, A. Y ROSENMAN, M. 2005.** Energetics, thermoregulation and torpor in the Chilean mouse-opossum *Thylamys elegans* (Didelphidae). *Revista Chilena de Historia Natural*. 78: 199-206.

**BROCK, J.P. 2000.** *Evolution of adaptive systems*. Academic Press, San Diego, 657 pp.

**BROWN, W. L., Y WILSON, E.O. 1956.** Character displacement. *Systematic Zoology* 5:49-64.

**BUTLER, P.M. 1952.** The milk-molars of Perissodactyla, with remarks on molar occlusion. *Proceedings of Zoological Society of London* 121: 777-817.

**BUTLER, P.M. 1972.** Some functional aspects of molar evolution. *Evolution* 26, 474-483.

**BUTLER, P.M. 1973.** Molar wear facets of early tertiary north american primates. *Symposium of the Fourth International Congress of Primatology*, 3: 1-27.

**BUTLER, P.M. 1980.** Functional aspects of the evolution of rodent molars. *Paleovertebrata, Mém. Jubil. R. Lavocat*: 249-262.

**BUTLER, P.M. 1985.** Homologies of molar cusps and crests, and their bearing on assessments of rodent phylogeny. En: W.P. Luckett y J.-L. Hartenberger (Eds.). *Evolutionary relationships among rodents. A multidisciplinary analysis*. Plenum Press, New York, p. 381- 401.

**BUTLER, P.M. 2000.** The evolution of tooth shape and tooth function in primates. En: Teadford, M.F.; Smith, M.M. y Ferguson, M.W.J. (eds.), *Development, function and evolution of teeth*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 201-211.

**BURNHAM, R.J. Y JOHNSON, K.R. 2004.** South American palaeobotany and the origins of neotropical rainforests. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B*. Publicado on-line: doi:10.1098/rstb.2004.1531

**CABRERA, A. L. 1971.** Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14: 1-42.

**CÁCERES, N.C.; GHIZONI, J.R. Y GRAIPEL, M.E. 2002.** Diet of two marsupials, *Lutreolina crassicaudata* and *Micoureus demerarae*, in a coastal Atlantic Forest island of Brazil. *Mammalia*, 66(3): 331-340.

**CARBONE, C.; TEACHER, A. Y ROWCLIFFE, J.M. 2007.** The cost of carnivory. *Plos Biology*, 5(2):363-368.

**CARLINI, A.A.; CIQNIO, M.R. Y SCILLATO-YANÉ, G.J. 2010.** Middle Eocene - Early Miocene Dasypodidae (Xenarthra) of southern South America: faunal succession at Gran Barranca - biostratigraphy and paleoecology. Pp:106-129.

**CASE, J.A., GOIN, F.J., AND WOODBURN, M.O. 2005.** "South American" marsupials from the Late Cretaceous of North America and the origin of marsupial cohorts. *Journal of Mammalian Evolution* 12:461-494.

**CASE, J.A., WOODBURN, M.O., CHANEY, D.S. 1987.** A gigantic phororhacoid(?) bird from Antarctica. *J. Paleontol.* 61: 1280-1284.

**CAMPBELL, K.E. 2004.** The Santa Rosa Local Fauna: A Summary. En: Kenneth E. Campbell Jr. (ed.) *The Paleogene Mammalian Fauna of Santa Rosa, Amazonian Perú*. Natural History Museum of Los Angeles County, Sciences Series. Pp.155-163.

**CAMPBELL, K.E.; FRAYLEY, D. C. Y ROMERO-PITTMAN, L. 2004.** The Paleogene Santa Rosa Local Fauna of Amazonian Perú : Geographic and Geologic Setting. En: Kenneth E. Campbell Jr. (ed.) *The Paleogene Mammalian Fauna of Santa Rosa, Amazonian Perú*. Natural History Museum of Los Angeles County, Sciences Series. Pp.3-14.

**CANDE, S.C. Y LESLIE, R.B. 1986.** Late Cenozoic tectonics of Southern Chile trench. *Journal of Geophysical Research*, 91B: 471-496.

**CARROLL, A.M.; WAINWRIGHT, P.C.; HUSKEY, S.H.; COLLAR, D.C Y TURINGAN, R.G. 2004.** Morphology predicts suction feeding performance in centrarchid fishes. *The Journal of Experimental Biology* 207: 3873-3881.

**CERDEÑO, E., LÓPEZ, G.M. Y REGUERO, M.A. 2008.** Biostratigraphic considerations of the Divisaderan faunal assemblage. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 574-577.

**CHARNOV, 1973.** Optimal foraging: some theoretical explorations. Ph.D. disertación en la Universidad de Washington.

**CHARNOV, 1976.** Optimal foraging: attack strategy of a mantid. *American Naturalist*, 110(971):141-151.

**CHARRIER, R., BAEZA, O., ELGUETA, S., FLYNN, J. J., GANS, P., KAY, S. M., MUÑOZ, N., WYSS, A. R. Y ZURITA, E. 2002.** Evidence for Cenozoic extensional basin development and tectonic inversion south of the flat-slab segment, southern Central Andes, Chile (33°-36°S.L.). *Journal of South American Earth Sciences*, Vol. 15, p. 117-139.

**CHIVERS, D.J. Y LANGER, P. 1994.** *The Digestive System in Mammals*, Cambridge University Press, Cambridge, 446 pp.

- CHORNOGUBSKY, L., 2010.** Sistemática de la familia Polydolopidae (Mammalia, Marsupialia, Polydolopimorphia) de América del Sur y la Antártica. Unpublished thesis, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, 352 pp.
- CHORNOGUBSKY, L., GOIN, F. J. Y REGUERO, M. 2009.** A reassessment of Antarctic polydolopid marsupials (Middle Eocene, La Meseta Formation). *Antarctic Science*, 21(3): 285-298.
- CIFELLI, R. L. 1985.** Biostratigraphy of the Casamayoran, Early Eocene of Patagonia. *American Museum Novitates*, 2820: 1-26.
- CIFELLI, R.L. 1990.** Cretaceous mammals of southern Utah. I. Marsupials from the Kaiparowits Formation (Judithian). *Journal of Vertebrate Paleontology* 10(3):295-319
- CLARKE, A. 2003.** Costs and consequences of evolutionary temperature adaptation. *Trends in Ecology and Evolution* 18(11): 573-581.
- CLUTTON-BROCK, T.H.; HARVEY, P. H. & RUDDER, B. 1977.** Sexual dimorphism, socioeconomic sex ratio and body weight in primates. *Nature*, 269: 797-800.
- COLLAR, D.C.Y WAINWRIGHT, P.C. 2006.** Discordance between morphological and mechanical diversity in the feeding mechanism of centrarchid fishes. *Evolution*, 60 (12): 2575-2584.
- COLLINSON, M. E. Y HOOKER, J. J. 1987.** Vegetational and mammalian faunal changes in the Early Tertiary of southern England. En: Friis, E. M., Chaloner W. G., Crane P. R. (eds.), *The origin of angiosperms and their biological consequences*, 259-304. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- COLLINSON, M.E. Y HOOKER, J.J. 2000.** Gnow marks on Eocene seeds: evidence for early rodent behaviour. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 157, 127-149.
- CORNAGLIA, L.L.; RUIZ, F. Y INTROCASO, A. 2009.** Análisis cortical de la cuenca Golfo de San Jorge utilizando anomalías de Bouguer y ondulaciones del geóide. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 65 (3): 504-515.
- COPE, J.T y WINGUTH, A. 2011.** On the sensitivity of ocean circulation to arctic freshwater input during the Paleocene/Eocene Thermal Maximum. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 306: 82-94.
- CRACRAFT, J. 1985.** Biological diversification and its causes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 72(4):794-822.
- CROMPTON, A. Y HIEEMAE, K. 1969.** Functional occlusion in tribosphenic molars. *Nature* 222:678-679.
- CROMPTON, A.W. Y HIEEMAE, K.M. 1970.** Molar occlusion and mandibular movements during occlusion in the american opossum *Didelphys marsupialis*. *Zoological Journal of The Linnean Society* 49, 21-47.
- CROFT, D.A. 2003.** Cenozoic environmental change in South America as indicated by mammalian body size distributions (cenograms). *Diversity and Distributions* 7: 271-287.
- DAMUTH, J. Y MACFADDEN, B. 1990.** Body size and its estimation. En: J. Damuth y B. J. Macfadden (Eds.), *Body Size in Mammalian Paleobiology. Estimation and Biological Implications*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 1-10.
- DIMICHELE, W.A.; BEHRENSMEYER, A.K.; OLSZEWSKI, T.D.; LABANDEIRA, C.C.; PANDOLFI, J.M.; WING, L. Y BOBE, R. 2004.** Long term stasis in ecological assemblages: evidence from fossil record. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35:285-322.
- DEL PAPA, C., 2006.** Estratigrafía y Paleoambientes de la Formación Lumbreira, Grupo Salta, Noroeste Argentino. *Revista de la Asociación Argentina de Geología*, 61(3):15-29.
- DEL PAPA, C.; KIRSCHBAUM, A.; POWELL, J.; BROD, A.; HONGN, F. Y PIMENTEL, M. 2010.** Sedimentological, geochemical and paleontological insights applied to continental omission surfaces: A new approach for reconstructing an Eocene foreland basin in NW Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 29: 327-345.
- DENNETT, D. 1995.** *Darwin's dangerous idea: Evolution and the Meanings of Life*. Simon & Schuster, New York. 586 pp.
- DERACO, M.V., POWEL, J.E. Y LÓPEZ, G. 2008.** Primer leontínido (Mammalia, Notoungulata) de la Formación Lumbreira (Subgrupo Santa Bárbara, Grupo Salta-Paleógeno) del noroeste argentino. *Ameghiniana*, 45 (1): 83-91.
- DEWAR, E.W. 2003.** Functional diversity within the Littleton Fauna (early Paleocene) Colorado: evidence from body mass, tooth structure and tooth wear. *Paleobios* 23 (1),1-19.
- DICKENS, G.R., 2000.** Methane oxidation during the Late Palaeocene Thermal Maximum. *Bull. Soc. Geol. Fr.*, 171:37-49.
- DICKENS, G.R., O'NEIL, J.R., REA, D.K., OWEN, R.M., 1995.** Dissociation of oceanic methane hydrate as a cause of the carbon isotope excursion at the end of the Paleocene. *Paleoceanography* 10, 965-971.
- DUMONT, E. R. Y BOWN, T. M. 1997.** New caenolestoid marsupials. En: *Vertebrate Paleontology of the Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. R.F.KAY; R.H.MADDEN; R.L.CIFELLI & J.J.FLYNN, Eds. págs. 207-212. Smithsonian Institution Press. Washington.
- Robert A. Eagle, I, Edwin A. Schauble, Aradhna K. Tripathi, b,c, Thomas Tütken, Richard C. Hulbert, and John M. Eilera
- EAGLE, R.A.; SCHAUBLE, E.A.; TRIPATI, A.K.; TUTKEN, T. HULBERT, R.C. Y EILER, J.M. 2010.** Body temperatures of modern and extinct vertebrates from 13C-18O bond abundances in bioapatite. *PNAS*, 107(23): 10377-10382.
- EISEMBERG, J.F. 1978.** Evolution of arboreal herbivores in the class Mammalia. En: G.G.Montgomery (Ed.). *The Ecology of Arboreal Folivores*. Smithsonian Institution Press. Washington, pp: 135-152.
- EISEMBERG, J.F. 1981.** *The Mammalian Radiation. An analysis of trends in evolution, adaptation, and behavior*. Chicago: University of Chicago Press. 610 pp.
- ELTON, C. 1927.** *Animal Ecology*. Sidgwick and Jackson, London.
- ELLIOT, D. H., Y TRAUTMAN, T. A. 1982.** Lower Tertiary strata on Seymour Island, Antarctic Peninsula. En: *Antarctic geoscience*, C. Craddock (ed.). Pp. 287-297. University of Wisconsin Press, Madison.
- ERCOLI, M.D Y PREVOSTI, F.J. 2011.** Estimación de masa de las especies de Sparassodonta (Mammalia, Metatheria) de edad Santacrucense (Mioceno temprano) a partir del tamaño del centroide de los elementos apendiculares: inferencias paleoecológicas. *Ameghiniana*, 48 (4): 462-479.
- EVANS, A.R. 2003.** Functional dental morphology of insectivorous microchiropterans: Spatial modelling and functional analysis of tooth form and the influence of tooth wear and dietary properties. Ph.D. Dissertation. School of Biological Sciences Monash University.
- EVANS, A.R. 2005.** Connecting morphology, function and tooth wear in microchiropterans. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85: 81-96.
- EVANS, A.R., HARPER, I.S., SANSON, G.D. 2001.** Confocal imaging, visualization and 3-D surface measurement of small mammalian teeth. *Journal of Microscopy*, 204(2), 108-119.
- EVANS, A.R., HUNTER, J., FORTELIUS, M., SANSON, G.D. 2005.** The scaling of tooth sharpness in mammals. *Annales Zoologici Fennici* 42, 602-613.
- FELDHAMER, G.A. 2003.** *Mammalogy: Adaptation, Diversity, and Ecology*. San Francisco: McGraw-Hill. 570 pp.
- FERUGLIO, E. 1938.** Nomenclatura estratigráfica de la Patagonia y Tierra del Fuego. *Boletín de Información Petrolera. Y.P.F.*, Buenos Aires, 171: 1-25.
- FISHER, D.O.; OWENS, I.P.F. Y JOHNSON, C. 2001.** The ecological basis of life history variation in marsupials. *Ecology*, 82(12): 3531-3540.
- FLYNN, J. J. Y SWISHER, C. C. 1995.** Cenozoic South American land mammal ages: correlation to global geochronologies. *Society for Sedimentary Geology Special Publication* 54: 317-333.
- FLYNN, J. J. & WYSS, A. R. 1999.** New marsupials from the Eocene-Oligocene transition of the andean main range, Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19 (3):533-549.
- FLYNN, J. J., WYSS, A., CROFT, D. Y CHARRIER, R., 2003.** The Tinguiririca Fauna, Chile: biochronology, paleoecology, biogeography, and a new earliest Oligocene South American Land Mammal "Age". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 195: 229-259.

- FORASIEPI A.M. 2006.** Anatomy of *Arctodictis sinclairi* (Mammalia, Metatheria) and the phylogenetic relationships of Sparassodonta, large carnivores of the Cenozoic of South America. Unpublished thesis, School of Medicine, University of Louisville; 394 pp.
- FORASIEPI A.M. 2009.** Osteology of *Arctodictis sinclairi* (Mammalia, Metatheria, Sparassodonta) and phylogeny of Cenozoic metatherian carnivores from South America. *Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, n.s., 6:1-174.
- FORTELIUS, M. 1990.** Problems with using fossil teeth to estimate body size of extinct mammals. En: *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*. DAMUTH, J. & MACFADDEN, B.J. 397 págs. Cambridge University Press.
- FORTELIUS, M., SOLOUNIAS, N., 2000.** Functional characterization of ungulates molars using the abrasion-attrition wear gradient: A new method for reconstructing paleodiets. *American Museum Novitates*. 3301, 1- 36.
- FORSYTHE, W.C., RYKIEL, E.J., STAHL RS, W.U. H. Y SCHOOLFIELD, R.M. 1995.** A model comparison for daylength as a function of latitude and day of year. *Ecol. Model.* 80:87-95
- FRANZ-ODENDAAL, T.A. Y SOLOUNIAS, N. 2004.** Comparative dietary evaluations of an extinct giraffid (*Sivatherium hendeyi*) (Mammalia, Giraffidae, Sivatheriinae) from Langebaanweg, South Africa (early Pliocene). *Geodiversitas* 26 (4) : 675-685.
- FREEMAN, P. W. 1981 A.** Correspondence of food habits and morphology in insectivorous bats. *Journal of mammalogy*, 62(1): 166-173.
- FREEMAN, P. W. 1981 B.** A multivariate study of the family Molossidae (Mammalia, Chiroptera): morphology, ecology, evolution. *Fieldiana Zoology*, 7: 173 pp.
- FRENGÜELLI, J. 1930.** Partículas de sílice organizada en el loess y en los limos pampeanos. Células silíceas de Gramíneas. *Anales de la Sociedad Científica de Santa Fé*, 2: 1-47.
- GALLIEZ, M., M. DE SOUZA LEITE, T. LOPES QUEIROZ, F. ANTONIO DOS SANTOS FERNANDEZ. 2009.** Ecology of the water opossum *Chironectes minimus* in Atlantic forest streams of southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy*, 90/1: 93-103.
- GANDOLFO, M.A., MARENSI, S.A., SANTILLANA, S.N. 1998.** Flora y paleoclima de la Formación La Meseta (Eoceno medio), Isla Marambio (Seymour), Antártida. En: Casadio, S. (Ed.), Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 5: 155-162.
- GANDOLFO, M.A.; HERMSEN, E.J.; ZAMALOA, M.C.; NIXON, K.; GONZÁLEZ, C.C.; WILF, P.; CÚNEO, R. Y JOHNSON, K.R. 2011.** Oldest Known Eucalyptus Macrofossils Are from South America. *Plosone*, 6(6): 1-9.
- GARDNER, A.L. 1982.** Virginia opossum. In: Chapman, J.A. & Feldhamer, G.A. (Eds), *Wild Mammals of North America*. The John Hopkins University Press, Baltimore, pp. 3-36.
- GAUDRY, A. 1906.** Fossiles de Patagonie, étude sur une portion du monde antarctique. *Annales de paléontologie*, 1(3): 101-143.
- GAYET, M.; MARSHALL, L.G. Y SEMPERE, T. 1991.** The Mesozoic and Paleocene vertebrates of Bolivia and their stratigraphic context: a review. En Suarez-Soruco R. (ed.), Fósiles y Facies de Bolivia, Volumen, I Vertebrados. Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales de Bolivia 12:393-434.
- GEISER, F. 1994.** Hibernation and Daily Torpor in Marsupials: a Review. *Australian Journal of Zoology*, 42: 1-16.
- GEISER, F. 2001.** Hibernation: Endotherms. *Encyclopedia of Life Sciences*. Macmillan Publishers Ltd. Nature Publishing Group. [www.els.net](http://www.els.net)
- GEISER, F. AND FERGUSON, C. 2001.** Intraspecific differences in behaviour and physiology: effects of captive breeding on patterns of torpor in feather-tail gliders. *J. Comp. Physiol. B* 171, 569-576.
- GEISER, F. Y RUF, T. 1995.** Hibernation versus daily torpor in mammals and birds: physiological variables and classification of torpor patterns. *Physiological Zoology* 68:935-966.
- GEISER, F. Y DRURY, R.L. 2003.** Radiant heat affects thermoregulation and energy expenditure during rewarming from torpor. *Journal of Comparative Physiology* b 173: 55-60.
- GELFO, J.N. 2010.** The “condylarth” Didolodontidae from Gran Barranca: history of the bunodont South American mammals up to the Eocene-Oligocene transition. En: R.H. Madden, A.A. Carlini, M.G. Vucetich, and R.F. Kay (eds.), *The Paleontology of Gran Barranca. Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*, Cambridge University Press, Cambridge. PP: 130-142.
- GELFO, J.N. Y PASCUAL, R. 2001.** Peligrotherium tropicalis (Mammalia, Dryolestida) from the Early Paleocene of Patagonia, a survival from a Mesozoic Gondwanan radiation. *Geodiversitas*, 23, 369-379.
- GELFO, J.N.; LÓPEZ, G. M. Y BOND, M. 2008.** A new Xenungulata (Mammalia) from the Paleocene of Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology*, 82 (2), 329-335.
- GELFO, J.N, GOIN, F.J., WOODBURNE, M.O. Y MUIZON, C. DE, 2009.** Biochronological relationships of the earliest South American Paleogene mammalian faunas. *Palaeontology*, 52(1): 251-269.
- GELFO, J.N.; REGUERO, M.A.; LÓPEZ, G.M.; CARLINI, A.A.; CIANCIO, M.R.; CHORNOGUBSKY, L.; BOND, M.; GOIN, F.J. Y TEJEDOR, M. 2010.** Eocene mammals and continentals strata from patagonia and antarctic peninsula. En: L. Barry Albright (Ed.), *Papers on Geology, Vertebrate Paleontology, and Biostratigraphy in Honor of Michael O. Woodburne*, Museum of Northern Arizona Bulletin 65, Flagstaff, Arizona: 567-592.
- GINOBILLI, S. Y BLANCO, D. 2007.** Gould y Lewontin contra el programa adaptacionista: elucidación de críticas. *Scientiae Studia*, San Pablo, 5(1): 35-48.
- GOIN, F. J. 1997.** New clues for understanding Neogene marsupial radiation. En: *Vertebrate Paleontology in the Neotropics. The Miocene fauna of La Venta, Colombia*. KAY, R.F; MADDEN, R.H; CIFELLI, R.L & FLYNN, J.F. Eds. págs. 185-204. Smithsonian Institution Press. Washington and London.
- GOIN, F.J. 2001.** Marsupiales (Didelphidae: Marmosinae y Didelphinae). En: Cueva Tixi: Cazadores y Recolectores de las Sierras de Tandilia Oriental. 1. Pp:75-113.
- GOIN, F. J. 2006.** A review of the Caroloameghiniidae, Paleogene South American “primate-like” marsupials (?Didelphimorphia, Peradectoidea). Pp. 57-67 en: D. Kalthoff, T. Martin y T. Mörs (eds.), *Festband für Herrn Professor Wighart v. Koenigswald anlässlich seines 65. Geburtstages*. Palaeontographica Abt. A 278, Lfg. 1-6. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- GOIN, F. J. y CANDELA, A. M. 1996.** A new Early Eocene Polydolopimorphian (Mammalia, Marsupialia) from Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16 (2): 292-296.
- GOIN, F. J. y CANDELA, A. M. 1998.** Dos nuevos marsupiales “pseudodiprotodontes” del Eoceno de Patagonia, Argentina. En: *Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica*. Asociación Paleontológica Argentina. Publicación Especial 5: 79-84.
- GOIN, F. J. Y CANDELA, A. 2004.** New Paleogene Marsupials from the Amazon Basin of Eastern Perú. En: Kenneth E. Campbell Jr. (ed.) *The Paleogene Mammalian Fauna of Santa Rosa, Amazonian Perú*. Natural History Museum of Los Angeles County, Sciences Series 40: 15-60.
- GOIN, F. J. y CARLINI, A. A. 1995.** An Early Tertiary Microbiotheriid Marsupial from Antarctica. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15 (1): 205-207.
- GOIN, F. J.; CANDELA, A. M.; BOND, M.; PASCUAL, R. Y ESCRIBANO, V. 1998.** Una nueva “comadreja” (Mammalia, Marsupialia, ? Polydolopimorphia) del Paleoceno de Patagonia, Argentina. En: *Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica*. Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina, 5:79-84.
- GOIN, F. J.; WOODBURNE, M.O.; CASE, J.; VIZCAÍNO, S. F. Y REGUERO, M. 1999.** New discoveries of “opossum-like” marsupials from Antarctica (Seymour Island, Middle Eocene). *Journal of Mammalian Evolution*, 6 (4): 335-365.
- GOIN, F. J.; CANDELA, A. M. Y DE MUIZON, C. 2003a.** The affinities of Roberthoffstetteria nationalgeographica (Marsupialia) and the origin of the Polydolopine molar pattern. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 23(4):869-876.

- GOIN, F. J., SÁNCHEZ-VILLAGRA M. R., KAY, R. F., ANAYA- DAZA, F. Y TAKAI M. 2003b. New palaeothentoid marsupial from the Middle Miocene of Bolivia. *Palaeontology* 46 (2): 307-315.
- GOIN, F.J., PASCUAL, R., TEJEDOR, M.F., GELFO, J.N., WOODBURN, M.O., CASE J.A., REGUERO, M.A., BOND, M., CIONE, A.L., UDRIZAR SAUTHIER, D., BALARINO, L., SCASSO, R.A., MEDINA, F.A., UBALDÓN, M.C., 2006. The earliest Tertiary therian mammal from South America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26, 505-510.
- GOIN, F.J.; REGUERO, M.A.; PASCUAL, R.; VON KOENIGSWALD, W.; WOODBURN, M.O. CASE, J.A.; MARENSSI, S.A.; VIEYTES, C. Y VIZCAÍNO, S.F. 2006. First gondwanatherian mammal from Antarctica. En: FRANCIS, J. E., PIRRIE, D. y CRAME, J.A. (eds), *Cretaceous-Tertiary High-Latitude Palaeoenvironments, James Ross Basin, Antarctica*. Geological Society, London, Special Publications, 258, 135–144.
- GOIN, F.J., N. ZIMICZ, M.A. REGUERO, S. SANTILLANA, S.A. MARENSSI Y J.J. MOLY. 2007A. New Mammal from the Eocene of Antarctica, and the origins of the Microbiotheria. *RAGA, Revista de la Asociación Geológica Argentina* 62 (4): 597-603.
- GOIN, F.J., A.M. CANDELA, A. ABELLO & E.O. OLIVEIRA. 2009. Earliest South American Paucituberculatans and their significance in the understanding of "pseudodiprotodont" marsupial radiations. *Zoological Journal of the Linnean Society* 155: 867-884.
- GOIN, F.J., ABELLO, M.A. Y CHORNOGUBSKY, L. 2010. Middle Tertiary marsupials from central Patagonia (early Oligocene of Gran Barranca): understanding South America's Grande Coupure. En: Madden, R.H., Carlini, A.A., Vucetich, M.G. & Kay, R.F. (eds.) *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge University Press, New York. Pp. 71-107
- GOIN, F.J.; ZIMICZ, A.N.; FORASIEPI, A.M.; CHORNOGUBSKY, L. Y ABELLO, M.A. EN PRENSA A. The rise and fall of south american metatherians: contexts, adaptations, radiations, and extinctions. En: A. L. Rosenberger & M. F. Tejedor, (Eds.), *Origins and Evolution of Cenozoic South American Mammals*, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology Series, Springer (en prensa).
- Goin FJ, Gelfo JN, Chornogubsky L, Woodburne MO y Martin T. En prensa. Chapter 3: Origins, Radiations, and Distribution of South American Mammals: From Greenhouse to Icehouse Worlds. En: Patterson BD y LP Costa (Eds.), *Bones, Clones, and Biomes: The History and Geography of Recent Neotropical Mammals*. The University of Chicago Press.
- GOULD, S. J. Y LEWONTIN, R. C. 1979. The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London*, 205, p. 581-98.
- GORDON, C.L., 2003. A first look at estimating body size in dentally conservative marsupials. *Journal of Mammalian Evolution*. 10(1/2), 1-21.
- GREEN, B. 1997. Field energetics and water flux in marsupials. En: Saunders N.R and Hinds L.A. (eds), *Marsupial Biology: recent research, new perspectives*. University of New South Wales Press, Sidney. Pp:143-162.
- GRINNELL, J. 1917. The niche relationship of the California Thrasher. *Auk*, 34, 427-433.
- GRIGG, G.C.; BEARD, L.A. Y AUGEE, M.L. 2004. The Evolution of Endothermy and Its Diversity in Mammals and Birds. *Physiological and Biochemical Zoology* 77(6):982–997.
- GRZIMEK, B., SCHLAGER, N. Y OLENDORF, D. 2003. *Grzimek's Animal Life Encyclopedia. Volumen 16 Mammals* V. Thomson Gale, Detroit, 588 p.
- GRON, K. 2008. Gray langur *Semnopithecus* (On-line). [http://pin.primat.wisc.edu/factsheets/entry/gray\\_langur](http://pin.primat.wisc.edu/factsheets/entry/gray_langur).
- HARRISON, M. 1986. Feeding Ecology of Black Colobus, *Colobus satanas*, in Central Gabon. En: J.G. Else, P.C. Lee (eds.), *Primate Ecology and Conservation*. Cambridge University Press. Pp. 31-36.
- HAQ, B.U.; HANDERBOL, J. Y VAIL, P.R. 1987. Chronology of Fluctuating Sea Levels Since the Triassic. *Science*, 235: 1156-1167.
- HIEMAE, K. Y CROMPTON, A. 1971. A cinefluorographic study of feeding in the American opossum (*Didelphis marsupialis* L.) Pp. 299-334. In: *Dental Morphol and Evolution*. A. Dahlberg (ed.). University of Chicago Press, Chicago.
- HIEMAE, K. Y CROMPTON, A. 1985. Mastication, food transport and swallowing. En: M. Hildebrand, D. Bramble, K. Liem y D. Wake (Eds.), *Functional Vertebrate Morphology*. Belknap Press, Harvard University Press, Cambridge, p. 262–290.
- HIEMAE, K.M., 2000. Feeding in mammals. In Schwenk, K. (Ed.), *Feeding, form, function and evolution in tetrapod vertebrates*. Academic Press, San Diego, pp.411-448.
- HINOJOSA, L. F. 2005. Cambios climáticos y vegetacionales inferidos a partir de paleofloras cenozoicas del sur de Sudamérica. *Revista Chilena Historia Natural*, 32, 95–115.
- HINOJOSA, L.F. y VILLAGRAN, C. 1997. Historia de los bosques del sur de Sudamérica, I: antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del cono sur de América. *Revista Chilena de Historia Natural*, 70: 225-239.
- HINOJOSA, L. F. Y VILLAGRAN, C. 2005. Did South American Mixed Paleofloras evolve under thermal equability or in the absence of an effective Andean barrier during the Cenozoic?. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 217: 1– 23.
- HOFFSTETTER, R. 1969. Un primate de l'Oligocene inferieur sud-americain: *Branisella boliviana*, gen et sp. nov. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, sér. D., 269: 434-437.
- HOOKE, J.J. 2000. Ecological response of mammals to global warming in the late Paleocene and early Eocene: GFF, v. 122, p. 77–79.
- HOROVITZ, I. Y SANCHEZ-VILLAGRA M.R. 2003. A morphological analysis of marsupial mammal higher-level phylogenetic relationships. *Cladistics* 19:181-212.
- HOROVITZ, I.; LADEVEZE S.; ARGOT C.; MACRINI T.E.; MARTIN T.; HOOKER J.J.; KURZ C.; DE MUIZON C.; Y SÁNCHEZ-VILLAGRA M.R. 2008. The anatomy of *Herpetotherium* cf. *fugax* Cope, 1873, a metatherian from the Oligocene of North America. *Palaeontogr Abt A*. 284:109–141.
- HUMBLE, G. 2006. "The secret life of the bilby" (On-line). <http://www.abc.net.au/science/articles/2006/04/06/2042654.htm>.
- HUME, I.D. 1999. *Marsupial Nutrition*. Cambridge University Press, Cambridge. 389 pp.
- HUME, I.D. 2002. Digestive strategies of mammals. *Acta Zoologica Sinica*, 48(1):1-19.
- HUME, I.D. 2006. Nutrition and digestión. En: Armatí, P.J.; Dickman, C.R Y Hume, I.D. *Marsupials*, Cambridge University Press, Cambridge. Pp.137-158.
- HUMPHRIES, M.M.; KRAMER, D.L. Y THOMAS, D.W. 2003. The Role of Energy Availability in Mammalian Hibernation: An Experimental Test in Free-Ranging Eastern Chipmunks. *Physiological and Biochemical Zoology* 76(2):180–186.
- HUNTER, J.P., M. FORTLIUS., 1994. Comparative dental occlusal morphology, facet development, and microwear in two sympatric species of *Listriodon* (Mammalia: Suidae) from the middle Miocene of Western Anatolia (Turkey). *Journal of Vertebrate Paleontology* 14,105–126.
- HUTCHINSON, G. E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology 22: 415-427.
- HYLANDER, W.L.; CROMPTON, A.W. Y JOHNSON, K.R. 1987. Loading patterns and jaw movements during mastication in *Macaca fascicularis*: a bone-strain, electromyographic, and cineradiographic analysis. *Am J Phys Anthropol* 72:287–312.
- IVANY, L.C.; LOHMANN, K.C.; HASIUK, F.; BLAKE, D.B.; GLASS, A.; ARONSON, R.B. Y MOODY, R.M. 2008. Eocene climate record of a high southern latitude continental shelf: Seymour Island, Antarctica. *GSA Bulletin*, 120 (5/6): 659–678.
- JANIS, C. M. 1984. The use of fossil ungulate communities as indicators of climate and environment. En: P. Brenchley (Ed.). *Fossils and Climate*. John Wiley & Sons. Pp: 85-104.

- JANIS, C.M. 1988. An estimation of tooth volume and hypsodonty indices in ungulate mammals; and the correlation of these factors with dietary preferences. En: Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology . Memoires Museum national Histoire Naturelle, París 53: 367-387.
- JANIS, C.M. 2008. An Evolutionary history of browsing and grazing ungulates. En: I.J. Gordon and H.H.T. Prins (Eds.), *The Ecology of Browsing and Grazing (Ecological Studies)*. Springer, Berlín, p. 21-45.
- JANIS, C. Y FORTELIUS, M. 1988. On the means whereby mammals achieve increased functional durability of their dentitions, with special reference to limiting factors. *Biol. Rev. (Camb.)*, **63**: 197-230.
- JARMAN, P. J. 1974. The social organization of antelope in relation of their ecology. *Behavior*, **48**: 215-267.
- JAHREN, A.H. 2007. The Arctic Forest of the Middle Eocene. *Annual Review Earth Planetary Sciences*, **35**:509-40.
- JERNVALL, J. Y SELANNE, L. 1999. Laser confocal microscopy and geographic information system in the study of dental morphology. *Paleontologia Electronica*, **2**(1): 1-18.
- JULIEN-LAFERRIERE, D. Y ATRAMENTOWICZ, M. 1990. Feeding and Reproduction of Three Didelphid Marsupials in Two Neotropical Forests (French Guiana). *Biotropica*, **22**(4): 404-415.
- KAISER, T.M. y SOLOUNIAS, N., 2003. Extending the tooth mesowear method to extinct and extant equids. *Geodiversitas* **25** (2), 321-345.
- KAISER, T.M. Y FORTELIUS, M. 2003. Differential Mesowear in Occluding Upper and Lower Molars: Opening Mesowear Analysis for Lower Molars and Premolars in Hypsodont Horses. *Journal of Morphology*, 258:67-83.
- KAISER, T.M.y CROITOR, R. 2004. Ecological interpretations of early Plesitocene deer (Mammalia, Cervidae) from Cessaguet (Haute-Loire, France). *Geodiversitas* **26** (4), 661-674.
- KAY, R. F. 1975. The functional adaptations of primate molar teeth. *American Journal of Physical Anthropology*, **43**: 195-216.
- KAY, R.F. 1977. The evolution of molar occlusion in the Cercopithecidae and early catarrhines. *American Journal of Physical Anthropology* **46**: 327-352.
- KAY, R.F. 1981. The nut-crackers—a new theory of the adaptations of the Ramapithecinae. *American Journal of Physical Anthropology* **55**,141-152.
- KAY, R. Y HIEEMAE, K. 1974. Jaw movement and tooth use in recent and fossil primates. *Am. J. Phys. Anthropol.* **40**:227-256.
- KAY, R.F. & HYLANDER, W.L. 1978. The dental structure of mammalian folivores with special reference to Primates and Phalangerioidea (Marsupialia). En: *The Ecology of Arboreal Folivores*. G.Montgomery, Ed. págs. 173-191. Smithsonian Institution Press, Washington.
- KAY RF, MACFADDEN BJ, MADDEN RH, SANDEMAN H, ANAYA F. 1998. Revised age of the Salla beds, Bolivia, and its bearing on the age of the Desadean South American Land Mammal 'Age'. *Journal of Vertebrate Paleontology* **18**: 189-199.
- KAY, R. F., MADDEN, R., VUCETICH, M. G., CARLINI, A. A., MAZZONI, M. M., RE, G., HEIZLER, M. Y SANDEMAN, H. 1999. Revised geochronology of the Casamayoran South America Land Mammal Age: Climatic and biotic implications. *Proceedings of the National Academy of Science. USA* **96**(23): 13235-13240.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z., CIFELLI, R.L., y LUO, Z.-X. 2004. *Mammals from the Age of Dinosaurs. Origins, Evolution, and Structure*. Columbia University Press, New York, 630 pp.
- KIRSCH, J.A.W., 1977. The Six-Percent Solution: Second Thoughts on the Adaptedness of the Marsupialia. *American Scientist* **65** (3), 276-288.
- KIRSCH, J. A. W., LAPOINTE, F. J., SPRINGER, M. S., 1997. DNA-hybridisation studies of marsupials and their implications for metatherian classification. *Australian Journal of Zoology* **45**, 211-280.
- KOENIGSWALD, W.V.; GOIN, F.J. Y PASCUAL, R. 1999. Hypsodonty and enamel microstructure in the Paleocene gondwanatherian mammal *Sudameria ameghinii*. *Acta Paleontológica Polónica*, **44**(3): 263-300.
- KONOW, N.; BELLWOOD, D.R.; WAINWRIGHT, P.C. Y KERR, A.M. 2008. Evolution of novel jaw joints promote trophic diversity in coral reef fishes. *Biological Journal of the Linnean Society*, **93**: 545-555.
- KÖRTNER, G. Y GEISER, F. 1998. Ecology of natural hibernation in the marsupial mountain pygmy-possum (*Burramys parvus*). *Oecologia* **113**:170-178.
- KÖRTNER, G. Y GEISER, F. 2009. The key to winter survival: daily torpor in a small arid zone marsupial. *Naturwissenschaften* **96**:525-530.
- KRAGLIEVICH, L. 1930. La Formación Friaseana del río Frías, río Fénix, laguna Blanca etc. y su fauna de mamíferos. *Physis*, **10**(35): 127-161.
- KRAUSE, D.W. 1982. Jaw movement, dental function, and diet in the Paelocene multituberculate *Patidodus*. *Paleobiology*, **8**: 265-281.
- KRAUSE, D. W. 1986. Competitive exclusion and taxonomic displacement in the fossil record: the case of rodents and multituberculates in North America. En: *Vertebrates, Phylogeny and Philosophy*. K.M.FLANAGAN & J.A.LILLEGRAVEN. Eds. págs. 95-113. Contributions to Geology Special Paper 3, The University of Wyoming, Wyoming.
- KREBS, C.J. 1997. *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance: Hands-On Field Package* (4A Edición). 608 pp.
- KROCKENBERGER, A. 2006. Lactation. In: Armati P.; Dickman C. And Hume I. (Eds), *Marsupials*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 108-136.
- LADEVÈZE S. AND MUIZON C. DE. 2007. The auditory region of early Paleocene Pucadelphyidae (Mammalia, Metatheria) from Tiupampa, Bolivia, with phylogenetic implications. *Palaeontology* **50**: 1123-1153.
- LAGABRIELLE, Y.; GODDERIS, Y.; DONNADIEU, Y. ; MALLABIEILLE, J.Y SUAREZ, M. 2009. The tectonic history of Drake Passage and its possible impacts on global climate. *Earth and Planetary Science Letters* **279**: 197-211.
- LAUDER, G.V. 1996. The argument from design. En: Rose, M. R. y Lauder, G. V. (eds.), *Adaptation*, Academic Press, San Diego. Pp: 55-91.
- LAUDER, G.V. Y REILLY, S.M. 1988. Functional design of the feeding mechanism in salamanders: causal bases of ontogenetic changes in function. *Journal of experimental Bioogy*, **134**: 219-233.
- LAUDER, G. V., AND S. M. REILLY. 1996. The mechanistic basis of behavioral evolution: Comparative analysis of musculoskeletal function. En: E. Martins (ed.), *Phylogenies and the comparative method in animal behavior*. pp. 105-137. Oxford University Press, Oxford.
- LAUDER, G.V. Y SHAFFER, H.B. 1988. Ontogeny of Functional Design in Tiger Salamanders (*Ambystoma tigrinum*): Are Motor Patterns Conserved During Major Morphological Transformations? *Journal of Morphology*, **197**: 249-268
- LEGARRETA, L. Y ULIANA, M. 1994. Asociación de fósiles y hiatos en el Supracretácico-Neógeno de la Patagonia: una perspectiva estratigráfico-secuencial. *Ameghiniana*, **31**(3): 257-281.
- LEE, A.K. Y COCKBURN, A. 1985. *Evolutionary Ecology of Marsupials*. Cambridge University Press : Cambridge viiii 274 pp.
- LEIBOLD, M.A. 1995. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology*, **76**(5): 1371-1382.
- LEIBOLD, M.A Y GEDDES, P. 2005. El concepto de nicho en las metacomunidades. *Ecología Austral*, **15**: 117-129.
- LINARES, O. 1998. Mamíferos de Venezuela. Caracas: Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela. 254 pp.
- LÓPEZ, G. 2008. Primer registro del Orden Astrapotheria en la Formación Divisadero Largo (Mendoza, Argentina). *Ameghiniana* **46** (1): 189-192.
- LÓPEZ, G. 2010. Divisaderan: Land Mammal Age or local fauna? En: R.H. Madden, A.A. Carlini, M.G. Vucetich y R.F. Kay (Eds.), *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 410-420.

- LÓPEZ, G.M.; RIBEIRO, A.M. Y BOND, M. 2010. The Notohippidae (Mammalia, Notoungulata) from Gran Barranca: preliminary considerations. En: R.H. Madden, A.A. Carlini, M.G. Vucetich y R.F. Kay (Eds.), *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge University Press, Cambridge, pp: 143-151.
- LÓPEZ, G. Y MANASSERO, M. 2008. Revision of the stratigraphic provenance of *Ethegotherium carettei* (Notoungulata, Hegetotheriidae) by sedimentary petrography. N. Jb. Geol. Paläont. Abh., 248: 1-9.
- LUCAS, P.W. 1982. Basic principles in tooth design. En: Kúrtén, B. (Ed.), *Teeth: form, function and evolution*. Columbia University Press, New York. 154-162.
- LUCAS, P.W., D.A. LUKE., 1984. Chewing it over: Basic principles of food breakdown. In: Chivers, D.J., Wood, B.A, Bilsborough, A. (Eds.), *Food Acquisition and Processing in Primates*. Plenum Press, New York, pp. 283-301.
- LUCAS, P.W., PETERS, C.R., 2000. Function of postcanine tooth crown shape in mammals. En: Teadford, M.F.; Smith, M.M. and Ferguson M.W.J. (Eds). *Development, function and evolution of teeth*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 282-289.
- LUCAS, P.W., PRINZ, J.F., AGRAWAL, K.R., BRUCE, I.C., 2002. Food physics and oral physiology. *Food Quality and Preference* 13, 203-213.
- Lumsden y Osborn, 1977
- LUO, Z.X, JI Q., WIBLE J.R., Y YUAN C.X. 2003. An Early Cretaceous tribosphenic mammal and metatherian evolution. *Science* 302:1934-1940.
- MADDEN, R.H.; KAY, R.F.; VUCETICH, M.G. Y CARLINI, A.A. 2010. Gran Barranca: a 23-million-year record of middle Cenozoic faunal evolution in Patagonia. En R.H. Madden, A.A. Carlini, M.G. Vucetich y R.F. Kay (eds), *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*, Cambridge University Press, New York, pp:423-439.
- MACARTHUR, R.H. Y LEVINS, R. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, 101: 377-385.
- MACFADDEN, B.J. 1990. Chronology of Cenozoic primate localities in South America. *Journal of Human Evolution* 19: 7-21.
- MACFADDEN, B.J.; CAMPBELL, K.E. JR; CIFELLI, R.L.; SILES, O.; JOHNSON, N.M.; NAESER C.W. Y ZEITLER, P.K. 1985. Magnetic polarity stratigraphy and mammalian fauna of the Deseadan (Late Oligocene-Early Miocene) Salla beds of northern Bolivia. *Journal of Geology* 93: 223-250.
- MALLINSON, D.J.; FLOWER, B.; HINE, A.; BROOKS, G. Y MOLINA GARZA, R. 2003. Paleoclimate implications of high latitude precession-scale mineralogic fluctuations during early Oligocene Antarctic glaciation: the Great Australian Bight record. *Global and Planetary Change* 39: 257-269.
- MALUMIAN, N. 1999. La sedimentación en la Patagonia Extraandina. En: Caminos R, ed. *Geología Argentina*. Buenos Aires: Instituto de Geología y Recursos Minerales, Anales 29, 557-578.
- MARENGO, H.G. 2006. Micropaleontología y estratigrafía del Mioceno marino de la Argentina: las transgresiones de Laguna Paiva y del «Entrerriense-Paranense» [Ph. D. thesis]: Buenos Aires, Universidad de Buenos Aires, v. 1, 123 p.; v. 2, 153 p.
- MARENSSI, S.A., 1995. Sedimentología y paleoambientes de sedimentación de la Formación La Meseta, Isla Marambio, Antártida. Tomo I: 330 pp., Tomo II: 172 pp. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires. Inédita.
- MARENSSI, S.A. 2006. Eustatically controlled sedimentation recorded by Eocene strata of the James Ross Basin, Antarctica, En: Francis, J.E., Pirrie, D., and Crame, J.A., eds., *Cretaceous-Tertiary high-latitude paleoenvironments, James Ross Basin, Antarctica*: London, Geological Society of London, Special Publication 258, p. 125-133.
- MARENSSI, S. A., S. N. SANTILLANA, Y C. A. RINALDI (1998). Stratigraphy of the La Meseta Formation (Eocene), Marambio (Seymour) Island, Antarctica. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial*, 5, 137-146.
- MARENSSI, S.A., SANTILLANA, S.N., RINALDI, C.A. 1998. Paleoambientes Sedimentarios de la Aloformación La Meseta (Eoceno), Isla Marambio (Seymour), Antártida. Instituto Antártico Argentino, Contribución 464, 51 pp.
- MARQUILLAS, R.A., SALFITY, J.A., MATTHEUS, S.J., MATTEINI, M. Y DANTAS, E. 2011. U-Pb zircon age of the Yacoraite Formation and its significance to the Cretaceous-Tertiary boundary in the Salta basin, Argentina. En: Salfity, J.A. y Marquillas, R.A. (Eds.), *Cenozoic Geology of the Central Andes of Argentina*, SCS Publisher, Salta, Argentina. pp227-246.
- MARSHALL, L. G., 1978. Evolution of the Borhyaenidae, extinct South American predaceous marsupials. University of California Publications in Geological Sciences 117, 1-89.
- MARSHALL, L.G. 1985. Geochronology and Land-Mammal biochronology of the transamerican faunal interchange. En: *The Great American Biotic Interchange*. Stheli, S. y Webb, S. (eds.). Pp. 49-85. Plenum Press, New York.
- MARSHALL, L.G. 1987. Systematics of Itaboraian (Middle Paleocene) age "opossum-like" marsupials from the limestone quarry at São José de Itaboraí, Brazil. In Archer M. (ed.), *Possums and Opossums -Studies in Evolution Vol 1*, 91-160. Surrey Beatty and Sons, Sydney.
- MARSHALL, L.G. 1990. Fossil Marsupialia from the type Friasian Land-mammal age (Miocene), Alto Río Cisnes, Aisen, Chile. *Revista Geológica de Chile*, 17 (1): 19-55.
- MARSHALL, L.G. 1980. Systematics of the South American marsupial family Caenolestidae. *Fieldiana, Geology, new series*, 5: 1-145.
- MARSHALL, L.G. 1982a. Systematics of the South American marsupial family Microbiotheriidae. *Fieldiana, Geology, new series*, 10: 1-75.
- MARSHALL, L.G. 1982b. A new genus of Caroloameghiniinae (Marsupialia: Didelphoidea: Didelphidae) from the Paleocene of Brazil. *Journal of Mammalogy*, 63 (4): 709-716.
- MARSHALL, L.G. 1982c. Systematics of the extinct South American marsupial family Polydolopidae. *Fieldiana Geology, new series*, 12: 1-109.
- MARSHALL, L.G., MUIZON, C. DE, Y SIGE, B. 1983. Late Cretaceous mammals (Marsupialia) from Bolivia. *Geobios* 16: 739-745.
- MARSHALL, L.G., CASE J.A., AND WOODBURNE M.O. 1990. Phylogenetic relationships of the families of marsupials. *Current Mammalogy* 2:433-502.
- MARSHALL, L.G. Y KIELAN-JAWOROWSKA Z. 1992. Relationships of the dog-like marsupials, deltatheroidans and early tribosphenic mammals. *Lethaia* 25:361-374.
- MARSHALL, L.G.; SEMPERE, T Y BUTLER, R.F. 1997. Chronostratigraphy of the Mammal-Bearing Paleocene of South America. *Journal of South American Earth Sciences*, 10 (1): 49-70.
- MARTIN L.B. 1985. Significance of enamel thickness in hominoid evolution. *Nature*, 314:260-263.
- MARTIN, G.M. 2005. Intraspecific variation in *Lestodelphys halli* (Marsupialia: Didelphimorphia). *Journal of Mammalogy*, 86(4):793-802.
- MARTIN, G.M. 2008. Sistemática, distribución y adaptaciones de los marsupiales patagónicos. Tesis doctoral (Inédita). Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. La Plata. Argentina. 345 pp.
- MARTINEZ, G.A. 1992. Paleoambiente de la Formación Salamanca en la Pampa María Santísima, Departamento Sarmiento, Provincia de Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 47(3): 297-383.
- MAYR, E. 1963. *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge.
- MCNAB, B. K., 1971. On the ecological significance of Bergmann's rule. *Ecology*, 52, 845-854.
- MCNAB, B.K. 1986A. Food habits, energetics and the reproduction of marsupials. *J. Zool., Lond. (A)*. 208: 595-614.
- MCNAB, B.K. 1986B. The influences of food habits on the energetics of eutherian mammals. *Ecological Monographs*. 56(1): 1-19.

- MCNAB, B. K. 2005. Uniformity in the basal metabolic rate of marsupials: its causes and consequences. *Revista Chilena de Historia Natural*, 78, 183–198.
- MCNAB, B. K. 2008. An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR. *Comparative Biochemistry and Physiology*, Part A 151: 5–28.
- MEDEIROS, R. A. Y BERGQVIST, L. P. 1999. Paleocene of the São José de Itaboraí Basin, Rio de Janeiro, Brazil: lithostratigraphy and biostratigraphy. *Acta Geologica Leopoldensia*, 22(48):3-22.
- MENENDEZ, C. 1971. Floras terciarias de la Argentina. *Ameghiniana*, Vol. 8, No. 3-4, p. 357-370.
- MERICO A.; TYRRELL T. Y WILSON P. A. 2008. Eocene/Oligocene ocean de-acidification linked to Antarctic glaciation by sea-level fall. *Nature*, 452: 979–982
- MILLS, J. R. E. 1964. The Dentitions of Peramys and Amphitherium. *Proc. Linn. Soc. London* 175: 117-133.
- MORLEY, R. J. 2007. Cretaceous and Tertiary climate change and the past distribution of megathermal rainforest. En: Bush, M. B. y Flenley, J. R. (Eds), *Tropical rainforest responses to climate change*. Springer, Chichester. Pp: 1-31.
- e mamíferos de Tiupampa (Paleoceno Inferior, Formación Santa Lucía), Bolivia. En: *Fósiles y Facies de Bolivia. Vol. I Vertebrados*, SUAREZ-SORUCO, R. ed. Revista Técnica de YPFB, 12 (3-4):575-624. Santa Cruz. Bolivia.
- MORRONE, J. J. 2001A. Biogeografía de América Latina y el Caribe. Zaragoza, Manuales y Tesis SEA, nro. 3.
- MORRONE, J. J. 2001B. A proposal concerning formal definitions of the Neotropical and Andean regions. *Biogeographica* 77: 65-82.
- MORRONE, J. J., 2002. Biogeographical regions under track and cladistic scrutiny. *Journal of Biogeography* 29: 149-152.
- MORRONE, J. J. 2004A. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia* 48(2): 149-162
- MORRONE, J. J. 2004B. La Zona de Transición sudamericana: caracterización y relevancia evolutiva. *Revista Entomológica Chilena* 28 (1): 41-50.
- MORRONE, J. J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology* 51: 467–94.
- MUIZON, C. DE 1991. La fauna de mamíferos de Tiupampa (Paleoceno Inferior, Formación Santa Lucía) Bolivia. En Suarez-Soruco R. (ed.), *Fósiles y Facies de Bolivia, Volumen, I Vertebrados*. Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales de Bolivia 12:575-624.
- MUIZON, C. DE 1994. A new carnivorous marsupial from the Paleocene of Bolivia and the problem of the marsupial monophyly. *Nature* 370:208-211.
- MUIZON, C. Y CIFELLI, R. L. 2001. A new basal “didelphoid” (MARSUPIALIA, MAMMALIA) from the Early Paleocene of Tiupampa (Bolivia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 21(1):87–97.
- MUIZON, C. DE; GAYET, M.; LAVENU, A.; MARSHALL, L. G.; SIGÉ, B. Y VILLARROEL, C. 1983. Late Cretaceous vertebrates including mammals from Tiupampa, southcentral Bolivia. *Geobios*, 16, 747–753.
- MUIZON, C. DE; MARSHALL, L. G. Y SIGÉ, B. 1984. The mammal fauna of the El Molino Formation (Late Cretaceous–Maestrichtian) at Tiupampa southcentral Bolivia. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 6 (4), 327–351.
- MUIZON, C. DE, CIFELLI R. L., Y CÉSPEDES PAZ R. 1997. The origin of the dog-like borhyaenoid marsupials of South America. *Nature* 389:486-489.
- MURPHY, E. L. 1985. Bergmann's rule, seasonality and geographic variation in body size of house sparrows. *Evolution*, 39, 1327–1334.
- NOGUEIRA, M. R.; MONTEIRO, L. R.; PERACCHI, A. L. Y DE ARAÚJO, A. F. B. 2005. Ecomorphological analysis of the masticatory apparatus in seed-eating bats, genus *Chiroderma* (Chiroptera, Phyllostomidae). *Journal of Zoology London*, 266, 355-364.
- NOWAK, R. 1997. "Walker's Mammals of the World". [http://www.press.jhu.edu/books/walkers\\_mammals\\_of\\_the\\_w.../](http://www.press.jhu.edu/books/walkers_mammals_of_the_w.../)
- OLIVARES, A. I., VERZI, D. H. Y VASSALLO, A. I., 2004. Masticatory morphological diversity and chewing modes in South American caviomorph rodents (Family Octodontidae). *Journal of Zoology* 263: 167–177.
- OLIVEIRA, E. V. Y GOIN, F. J., 2006. Marsupials do início do Terciário da Bacia de Itaboraí: origem, irradiação, e história biogeográfica. In: Caceres, N. C., Monteiro Filho, E. L. A. (Eds.), *Marsupiais do Brasil. Biologia, Ecologia e Evolução*. Ed. UFMS, Campo Grande, pp. 299-320.
- O'MEARA, B. C.; ANÉ, C.; SANDERSON, M. J. Y WAINWRIGHT, P. C. 2006. Testing for different rates of continuous trait evolution using likelihood. *Evolution*, 60(5): 922–933.
- ORTIZ JAUREGUIZAR, E. 1986. Evolución de las comunidades de mamíferos cenozoicos sudamericanos: un estudio basado en técnicas de análisis multivariado. En: *Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía*, Nº 4, Actas, 2:191-207. Mendoza, Argentina.
- ORTIZ JAUREGUIZAR, E. 1988a. Evolución de las comunidades de mamíferos cenozoicos sudamericanos: un análisis cuali-cuantitativo basado en el registro argentino. Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. 350 págs. La Plata. Argentina.
- ORTIZ JAUREGUIZAR, E., 1988b. Distribución de tamaños corporales en primates y marsupiales bunodontos fósiles sudamericanos: un probable caso de segregación ecológica. *Actas de las V Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*, (Res.): 74-75. La Plata.
- ORTIZ JAUREGUIZAR, E., 1998. Paleocología y evolución de la fauna de mamíferos de América del Sur durante la “Edad de las Planicies Australes” (Mioceno superior-Plioceno superior). *Estudios Geológicos* 54, 345-357.
- ORTIZ JAUREGUIZAR, E., 2003. Relaciones de similitud, paleoecología y extinción de los Abderitidae (Marsupialia, Paucituberculata). *Coloquios de Paleontología* 1, 475-498.
- ORTIZ- JAUREGUIZAR, E., BOND, M., CARLINI, A. A. Y GOIN, F. J. 2007. Relaciones de similitud de las faunas de mamíferos continentales de América del Sur durante el Cretácico Superior–Paleógeno (‘Edades-mamífero Alamiense– Deseadense’). XXIII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Libro de Resúmenes, 1, 171–172.
- OSBORNE, C. P. Y BEERLING, D. J. 2000. A process-based model of conifer forest structure and function with special emphasis on leaf lifespan. *Global Biogeochemical Cycles*, 16 (4): 1- 23
- OSBORNE, C. P. Y BEERLING, D. J. 2002. Sensitivity of tree growth to a high CO2 environment: consequences for interpreting the characteristics of fossil woods from ancient greenhouse worlds. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 182: 15-29.
- PADIAN, K. Y CLEMENS, W. A. 1985. Terrestrial vertebrate diversity: episodes and insights. En: Valentine J. W. (ed), *Phanerozoic Diversity Patterns*, Princeton University Press, Princeton: 41-96.
- PALAZZESI, L. Y BARREDA, V. 2007. Major vegetation trends in the Tertiary of Patagonia (Argentina): A qualitative paleoclimatic approach based on palynological evidence. *Flora* 202: 328–337.
- PÁLIKE, H.; NORRIS, R. D.; HERRLE, J. O.; WILSON, P.; COXALL, H. K.; LEAR, C. H.; SHACKLETON, N. J.; TRIPATI, A. K. Y WAD, B. S. 2006. The Heartbeat of the Oligocene Climate System. *Science*, 314: 1894-1898.
- PALMQVIST, P.; MARTÍNEZ-NAVARRO, B.; PÉREZ-CLAROS, J. A.; TORREGROSA, V.; FIGUERIDO, B.; JIMÉNEZ-ARENAS, J. M.; PATROCINIO ESPIGARES, M. ROS-MONTOYA, S. Y DE RENZI, M. 2011. The giant hyena *Pachycrocuta brevirostris*: Modelling the bone-cracking behavior of an extinct carnivore. *Quaternary International*, 12: 1-19.
- PASCUAL, R. 1965. Un nuevo Condylarthra (Mammalia) de Edad Casamayorensis de Paso de Indios (Chubut, Argentina). Breves consideraciones sobre la Edad Casamayorensis. *Ameghiniana*, 4(2): 57-67.
- PASCUAL, R. 1970. Evolución de las comunidades, cambios faunísticos e integraciones biocenóticas de los vertebrados cenozoicos de Argentina. En: *Congreso Latinoamericano de Zoología*, Nº 4, *Paleontología Sudamericana*, Actas, 2: 991-1088. Caracas.
- PASCUAL, R. 1980a. Prepidolopidae, nueva familia de Marsupialia Didelphoidea del Eoceno sudamericano. *Ameghiniana*, XVII, (3): 216-242.



- PASCUAL, R. 1980b. Nuevos y singulares tipos ecológicos de marsupiales extinguidos de América del Sur (Paleoceno tardío o Eoceno temprano) del noroeste argentino. *Actas del II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, 2: 151-173.
- PASCUAL, R. 1981. Adiciones al conocimiento de *Bonapartherium hinakusijum* (Marsupialia, Bonapartheriidae) del Eoceno temprano del noroeste argentino. *Anais II Congreso Latino-americano de Paleontología*, págs. 507-520.
- PASCUAL, R. 1983. Novedosos marsupiales paleógenos de la Formación Pozuelos (Grupo Pastos Grandes) de la Puna, Salta, Argentina. *Ameghiniana*, 20 (3-4): 265-280.
- PASCUAL, R. 1984A. Late Tertiary mammals of southern South America as indicators of climatic deterioration. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 2: 1-30.
- PASCUAL R., ARCHER M., ORTIZ JAUREGUIZAR E., PRADO J. L., GODTHELP H. Y HAND S. J. 1992. The first non-australian monotreme: an early Paleocene southamerican platypus (Monotremata, Ornithorhynchidae), in AUGEE M. L. (ed.), *Platypus and Echidnas*. Royal Zoological Society of New South Wales: 1-14.
- PASCUAL, R., GOIN, F.J., CARLINI, A.A., 1994. New data on the Groeberiidae: unique late Eocene-Early Oligocene Southamerican marsupials. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14(2), 247-259.
- PASCUAL, R. Y ODREMAN RIVAS, O. E. 1971. Evolución de las comunidades de los vertebrados del Terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana* 8: 372-412.
- PASCUAL, R., ORTEGA HINOJOSA, E. J., GONDAR, D. Y E. TONNI. 1965. Las edades del Cenozoico mamífero de la Argentina, con especial atención a aquellas del territorio bonaerense. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires*. VI: 165-193.
- PASCUAL, R. Y ORTIZ JAUREGUIZAR, E. 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution*, 19: 1-38.
- PASCUAL, R. Y ORTIZ JAUREGUIZAR, E. 2007. The Gondwanan and South American Episodes: Two Major and Unrelated Moments in the History of the South American Mammals. *Journal of Mammalian Evolution* 14: 75-137.
- PASCUAL, R.; ORTIZ JAUREGUIZAR, E. Y PRADO, J.L. 1996. Land mammals: paradigm of Cenozoic South American geobiotic evolution. En: *Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology*. G. Arratia, Ed. págs. 265-319. Münchenr Geowissenschaftliche Abhandlungen, (A) 30.
- PASCUAL, R.; GOIN, F.J.; KRAUSE, D.W.; ORTIZ JAUREGUIZAR, E. Y CARLINI, A.A. 1999. The first gnathic remains of *Sudamerica*: implications for gondwanatheres relationships. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19(2): 373-382.
- PATTERSON, B. Y MARSHALL, L.G. 1978. The Desadean, Early Oligocene, Marsupialia of South America. *Fieldiana Geology*, 41 (2):37-100.
- PAULA COUTO, C. dE. 1952. Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil. Marsupialia, Polydolopidae and Borhyaenidae. *American Museum Novitates*, 1559: 1-27.
- PAULA COUTO, C. dE. 1952. Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil. Marsupialia, Polydolopidae and Borhyaenidae. *American Museum Novitates*, 1559: 1-27.
- PAULA COUTO, C. 1953. A Bacia calcárea de Itaboraí da costa sudeste do Brasil. *Notas Preliminares e Estudos, Divisão de Geologia e Mineralogia*, 75: 1-12.
- PAULA COUTO, C. 1954. On a Notostyloid from the Paleocene of Itaboraí, Brazil. *American Museum Novitates*, 1693: 1-6.
- PEARSON, P. N., 2010. Increased Atmospheric CO<sub>2</sub> During the Middle Eocene. *Science*, 330, 763-764.
- PETRIELLA, B. Y ARCHANGELSKY, S. 1975. Vegetación y ambiente en el Paleoceno de Chubut. Primer Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, *Actas*, 3: 257-270.
- PHILLIPS, M.J., MCLENACHAN, P.A., DOWN, C., GIBB, C.G., & PENNY, D. 2006. Combined Mitochondrial and Nuclear DNA Sequences Resolve the Interrelations of the Major Australasian Marsupial Radiations. *Systematic Biology* 55 (1):122-137.
- POPOWICS, T.E. Y FORTELIUS, M. 1997. On the cutting edge: tooth blade sharpness in herbivorous and faunivorous mammals. *Annals Zoologica Fennici*, 34: 73-88.
- PREVOSTI, F. J.; FORASIEPI, A.M. Y ZIMICZ, A.N. 2011. The Evolution of the Cenozoic Terrestrial Mammalian Predator Guild in South America: Competition or Replacement? *Journal of Mammalian Evolution*. DOI 10.1007/s10914-011-9175-9.
- PROTHERO, D.R., 1994. The Eocene-Oligocene Transition: Paradise Lost. New York, Columbia University Press, 281 p.
- PULLIAM, H.R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, 3: 349-361.
- QUATTROCCHIO, M., RUIZ, L. Y VOLKHEIMER, W. 2000. Palynological zonation of the Paleogene of the Colorado and Salta Group basin, Argentina. *Revista Española de Micropaleontología* 32 (1), 61-78.
- RAIA, P.; PIRAS, P. Y KOTSAKIS, T. 2005. Turnover pulse or Red Queen? Evidence from the large mammal communities during the Plio-Pleistocene of Italy. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.* 221:293-312.
- RAIGEMBORN, M.; BREA, M.; ZUCOL, A. Y MATHEOS, S. 2009. Early Paleogene climate at mid latitude in South America: Mineralogical and paleobotanical proxies from continental sequences in Golfo San Jorge basin (Patagonia, Argentina). *Geologica Acta*, 7(1-2): 125-145.
- RAMOS, V. 1999. Las provincias geológicas del territorio argentino. En: Caminos R, ed. *Geología Argentina*. Buenos Aires: Instituto de Geología y Recursos Minerales, *Anales* 29 (15), 41-96.
- RANDALL, D., BURGREN, W. Y FRENCH, K. 1997. *Eckert. Fisiología animal. Mecanismos y adaptaciones*. McGraw-Hill Interamericana, Madrid, 790 p.
- REA, D. K.; DEHN, J.; DRISCOLL, N. W.; FARRELL, J. W.; JANECEK, T. R.; OWEN, R. M.; POSPICHAL, J. J.; RESIWATI, P. 1990. Paleogeography of the eastern Indian Ocean from ODP Leg 121 drilling on Broken Ridge. *Geological Society of America Bulletin*, 102(5), 679-690.
- REDFORD, K. H. Y EISENBERG, J. F. 1992. *Mammals of the Neotropics. The southern cone*. The University of Chicago Press. Chicago and London. 430 pp.
- REGUERO, M.A., MARENSSI, S.A. Y SANTILLANA, S.N. 2002. Antarctic Peninsula and Patagonia Paleogene terrestrial environments: biotic and biogeographic relationships. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2776: 1-22.
- RENSBERGER, J.M. 1978. An occlusion model for mastication and dental wear in herbivorous mammals. *Journal of Paleontology* 47: 515-528.
- RENSBERGER, J.M. 2000. Pathways to functional differentiation in mammalian enamel. En: Teadford, M.F.; Smith, M.M. and Ferguson M.W.J. (Eds). *Development, function and evolution of teeth*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 252-268.
- REZENDE, E.L.; BOZINOVIC, F. Y GARLAND, T. 2004. Climatic adaptation and the evolution of basal and maximum rates of metabolism in rodents. *Evolution*, 58(6), pp. 1361-1374.
- RIBEIRO, A.C. 2006. Tectonic history and the biogeography of the freshwater fishes from the coastal drainages of eastern Brazil: an example of faunal evolution associated with a divergent continental margin. *Neotropical Ichthyology*, 4(2):225-246.
- RIDE, W. D. L. 1964. A review of Australian fossils marsupials. *Journal of the Royal Society of Western Australia* 47 (4): 97-131.
- RINALDI, C.A.; PÁRICA, C.A. Y SANTILLANA, S.N. 1999. Cretácico del sector antártico argentino. En: *Geología Argentina*, *Anales* 29 (2):536-555.

- RODRIGUES, F. Y MARINHO-FILHO, J. 1995.** Feeding on a Marsh-Living Herbaceous Plant by Black Howler Monkeys (*Alouatta caraya*) in Central Brazil. *Folia Primatologica*, Vol. 65: 115-117.
- ROMERO, E. J. 1978.** Paleoeología y paleofitogeografía de las taflofloras del Cenofítico de la Argentina y áreas vecinas. *Ameghiniana*, **15** (1-2): 209-227.
- ROMERO, E.J. 1986.** Paleogene Phytogeography and Climatology of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **73**(2): 449-461.
- ROSE, K.D. Y SIMONS, E.L. 1977.** Dental function in the Plagiomenidae: Origin and relationships of the mammalian order Dermoptera. Contributions from the Museum of Paleontology, The University of Michigan, **24**(20): 221-236
- ROTH, S. 1908.** Beitrag zur Gliederung der Sedimentabagerungen in Patagonien und der Pampasregion. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie div. B* **26**: 92-150.
- ROUGIER, G.W., WIBLE J.R., AND NOVACEK M.J. 1998.** Implications of Deltatheridium specimens for early marsupial history. *Nature* **396**:459-463
- RUIZ, L.E. 2006.** Estudio Sedimentológico y Estratigráfico de las Formaciones Paso del Sapo y Lefipán en el Valle Medio del Río Chubut. Tesis de Licenciatura Inédita. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
- RULL, V. 1999.** Paleofloristic and paleovegetational changes across the Paleocene/Eocene boundary in northern South America. *Review of Paleobotany and Palynology*, **107**: 83-95.
- RUSSELL, E.M., LEE, A.K. Y WILSON, G.R. 1989.** Natural History of the Metatheria. En: D.W. Walton and B.J. Richardson (Eds.), *The fauna of Australia. Volume 1B. Mammalia*, Australian Government Publishing Service: Canberra. Pp. 505-526
- SADLER, P. M. (1988).** Geometry and stratification of uppermost Cretaceous and Paleogene units on Seymour Island, northern Antarctic Peninsula, En: *Geology and Paleontology of Seymour Island, Antarctic Peninsula*, edited by R. M. Feldmann, and M. O. Woodburne, pp. 303-320, Geol. Soc. Am. Mem., 169, Boulder, Colorado.
- SALFITY, J.A. Y MARQUILLAS, R.A. 1999.** La Cuenca Cretácico-Terciaria del Norte argentino. En: *Geología Argentina*, Anales **29** (2):613-626.
- SÁNCHEZ-VILLAGRA, M. 2001.** The phylogenetic relationships of argyrolagid Marsupials. *Zoological Journal of the Linnean Society* **131**: 481-496.
- SANCHEZ-VILLAGRA MR, KAY RF. 1997.** A skull of *Proargymlagus*, the oldest argyrolagid (Late Oligocene Salla Beds, Bolivia), with brief comments concerning its paleobiology. *Journal of Vertebrate Paleontology* **17**: 717- 724.
- SANSON, G. D. 1996.** Predicting the diet of fossil mammals. En: P. Vickers-Rich; J. M. Monaghan; R. F. Baird & T. H. Rich (eds.). *Vertebrate Palaeontology of Australasia*. pp: 201-228.
- SANSON G. D., KERR, S. A. Y GROSS. K.A. 2007.** Do silica phytoliths really wear mammalian teeth?. *Journal of Archaeological Science* **34** (2007) 526-531.
- SANT ANNA, L.G.; RICCOMINI, C.; RODRIGUES-FRANCISCO, B.H.; SIAL, A.N.; CARVALHO, M.D. Y MOURA, C.A.V. 2004.** The Paleocene travertine system of the Itaboraí basin, Southeastern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, **18**: 11–25.
- SCARANO, A.C. 2009.** [El proceso de desarrollo de la hipsodoncia durante la transición Eoceno–Oligoceno. El caso de los ungulados autóctonos del orden Notoungulata (Mammalia)]. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, 315 p., Inédita].
- SCHOLANDER, P.F., HOCK R, WALTERS, V. Y IRVING, L. 1950.** Adaptation to cold in arctic and tropical mammals and birds in relation to body temperature, insulation, and basal metabolic rate. *Biology Bulletin* **99**:259–271.
- SCHWARTZ, G.T. 2000.** Taxonomic and functional aspects of the patterning of enamel thickness distribution in extant large-bodied hominoids. *American Journal of Physical Anthropology* **111**, 221-244.
- SCHWENK, K. 2000.** Tetrapods feeding in the context of vertebrate morphology. . In Schwenk, K. (Ed.), *Feeding, form, function and evolution in tetrapod vertebrates*. Academic Press, San Diego, pp.3-20.
- SEMPERE, T., BUTLER, R.F., RICHARDS, D.R., MARSHALL, L.G., SHARP, W. Y SWISHER III, C.C. 1997.** Stratigraphy and chronology of Upper Cretaceous-Lower Paleogene strata in Bolivia and northwest Argentina. *Geol. Soc. Am. Bull.*, **109**: 709-726.
- SHAW, G. 2006.** Reproduction. En: Armatí, P.J.; Dickman, C.R Y Hume, I.D. *Marsupials*, Cambridge University Press, Cambridge. PP:83-107.
- SHIPLEY, L. 1999.** Grazing Behavior of Livestock and Wildlife. En: K.L. Launchbaugh, K.D. Sanders y J.C. Mosley (Eds), *Idaho Forest, Wildlife & Range Exp. Sta. Bull.* **70**: Univ. of Idaho, Moscow, ID. Editors:
- SIGÉ, B.; SEMPERE, T.; BUTLER, R.F.; MARSHALL, L.G. Y CROCHET, J.I. 2004.** Age and stratigraphic reassessment of the fossil-bearing Laguna Umayo red mudstone unit, SE Peru, from regional stratigraphy, fossil record, and paleomagnetism. *Geobios* **37**: 771–794.
- SIMPSON, G. G. 1928.** Affinities of the Polydolopidae. *American Museum Novitates*, **323**: 1-13.
- SIMPSON, G.G. 1933.** The "plagiaulacoid" type of mammalian dentition. A study of convergence. *Journal of Mammalogy*, **14**(2): 97-107.
- SIMPSON, G.G. 1935A.** Descriptions of the oldest known South American mammals, from the Rio Chico Formation. *American Museum Novitates*, **793**: 1-25.
- SIMPSON, G.G. 1935B.** Occurrence and relationships of the Rio Chico fauna of Patagonia. *American Museum Novitates*, **818**: 1-22.
- SIMPSON, G.G. 1936.** Studies of the earliest mammalian dentitions. *Dental Cosmos*, **78**:791-800, 940-953, figs. 1-10.
- SIMPSON, G. G. 1940.** Review of the Mammal-bearing tertiary of South America. *Proceedings of the American Philosophy Society*, **83** (5):649-710.
- SIMPSON, G.G. 1944.** *Tempo and Mode in Evolution*, Columbia University Press, New York. 325 pp.
- SIMPSON, G. G. 1945.** The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of American Museum of Natural History*, **85**: 1-350.
- SIMPSON, G.G. 1947.**
- SIMPSON, G.G. 1948.** The beginning of the age of mammals in South America. Part 1. *Bulletin of American Museum of Natural History*, **91**: 1-232.
- SIMPSON, G.G. 1967.** The beginning of the age of mammals in South America. Part 2. *Bulletin of American Museum of Natural History*, **137**: 1-259.
- SMITH, R.J. 1981.** On the definition of variables in studies of primate dental allometry. *American Journal of Physical Anthropology*, **55**: 323-329.
- SMITH, R.J. 1993.** Bias in equations used to estimate fossil primate body mass. *Journal of Human Evolution* **25**: 31-41.
- SMITH, R.J. Y JUNGERS, W.L. 1997.** Body mass in comparative primatology. *Journal of Human Evolution* **32**, 523–559.
- SMITH, A., Y HUME, I. 1984.** Possums and Gliders. Chipping Norton, NSW: Surrey Beatty & Sons Pty Limited in association with the Australian Mammal Society.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. 1995.** *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. 889 págs. W. H. FREEMAN & COMPANY. Eds.
- SOLOUNIAS, N.; TEAFORD, M. y WALKER, A. 1988.** Interpreting the diet of extinct ruminants: the case of a non-browsing giraffid. *Paleobiology*, **14** (3): 287-300.

- SOLOUNIAS, N., SEMPREBON, G., 2002. Advances in the reconstruction of ungulates ecomorphology with applications to early fossil equids. *American Museum Novitates* 3366, 1-49.
- SPALLETTI, L.A. 1996. Estuarine and shallow-marine sedimentation in the Upper Cretaceous—Lower Tertiary west-central Patagonian Basin (Argentina). In *Geology of Siliciclastic Shelf Seas*, M. de Batist and P. Jacobs (eds.). Geology Society Special Paper 117. London.
- SPALLETTI, L.A. Y MAZZONI, M.M. 1977. Sedimentología del Grupo Sarmiento en un perfil ubicado al sudeste del Lago Colhue Huapi, provincia de Chubut. *Revista del Museo de La Plata, Obras del Centenario del Museo, Geología* 4: 261-283.
- SPALLETTI, L.A. Y MAZZONI, M.M. 1979. Estratigrafía de la Formación Sarmiento en la barranca sur del lago Colhue Huapi, provincia de Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 34: 271-281.
- SPEARS, R.I. y CROMPTON, R.H., 1995. The mechanical significance of the occlusal geometry of great ape molars in food breakdown. *Journal of Human Evolution* 31, 517-535.
- SPOFFORTH, D.J.A., AGNINI, C., PÁLIKE, H., RIO, D., FORNACIARI, E., GIUSBERTI, L., LUCIANI, V., LANCI, L., MUTTONI, G., 2010. Organic carbon burial following the middle Eocene climatic optimum in the central western Tethys. *Paleoceanography* 25, PA3210, Doi:10.1029/2009PA001738.
- SPRINGER, M.S., WESTERMAN M., KAVANAGH J.R., BURK A., WOODBURNE M.O., KAO D.J., AND KRAJEWSKI C. 1998. The origin of the Australasian marsupial fauna and the phylogenetic affinities of the enigmatic monito del monte and marsupial mole. *Proceedings of the Royal Society of London*, series B 265:2381-2386.
- STANLEY, M. S. 1973. An explanation for Cope's rule. *Evolution*, 27 (1): 1-26.
- STRAIT, S.G. 1993. Molar morphology and food texture among small-bodied insectivorous mammals. *Journal of Mammalogy* 74, 391-402.
- STRAIT, S.G. y VINCENT, J.F.V. 1998. Primate Faunivores: Physical Properties of prey items. *International Journal of Primatology*, 19 (5), 867-878.
- SVANBACK, R.; WAINWRIGHT, P.C. Y FERRY-GRAHAM, L.A. 2002. Linking Cranial Kinematics, Buccal Pressure, and Suction Feeding Performance in Largemouth Bass. *Physiological and Biochemical Zoology*, 75(6):532-543.
- SYLWAN, C.A. 2001. Geología de la Cuenca del Golfo San Jorge, Argentina. *Journal of Iberian Geology* 27: 123-157.
- SZALAY, F.S. 1982. A new appraisal of marsupial phylogeny and classification. In Archer M. (ed.), *Carnivorous Marsupials*, vol. 2, 621-640. *Royal Zoological Society of New South Wales*, Sydney.
- SZALAY, F. S. 1994. *Evolutionary history of the marsupials and analysis of osteological characters*. 481 pp. Cambridge University Press.
- TAMBUSSI, C.P., NORIEGA, J.I., GAZDZICKI, A., TATUR, A., REGUERO, M.A., VIZCAÍNO, S.F. 1994. Ratite bird from the Paleogene La Meseta Formation, Seymour Island, Antarctica. *Pol. Polar Res.* 15: 15-20.
- TAMBUSSI, C.P., NORIEGA, J.I., SANTILLANA, S.N., MARENSSI, S.A. 1995. Falconid bird from the middle Eocene La Meseta Formation, Seymour Island, West Antarctica. *J. Vertebr. Paleontol. Abstr.* 15, 55A.
- TAKAI, M.; ANAYA, F.; SHIGEHARA, N. Y SETOGUCHI, T. 2000. New fossil materials of the earliest new world monkey, *Branisella boliviana*, and the problem of platyrrhine origins. *American Journal of Physical Anthropology* 111 (2): 263-81
- TEADFORD, M.F. 2003. Looking at teeth in a new light. *Proceedings of The National Academy of Science*, 100 (7): 3560-3561.
- TEADFORD, M.F.; LUCAS, P.W.; UNGAR, P.S. Y GLANDER, K.E. 2006. Mechanical Defenses in Leaves Eaten by Costa Rican Howling Monkeys (*Alouatta palliata*). *American Journal of Physical Anthropology*, 129: 99-104.
- TEADFORD, M.F. Y UNGAR, P.S. 2000. Diet and the evolution of the earliest human ancestors. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(25): 13506-13511.
- TEJEDOR, M., GOIN, F. J., GELFO, J., LÓPEZ, G., BOND, M., CARLINI, A. A., SCILLATO-YANÉ, G. J., WOODBURNE, M. O., CHORNOGUBSKY, L., ARAGÓN, E., REGUERO, M., CZAPLEWSKI, N., VINCON, S., MARTIN, G. M., CIANCIO, M., 2009. New Early Eocene mammalian fauna from Western Patagonia, Argentina. *American Museum Novitates* 3638, 1-42.
- TURNER, J.C. M. 1960. Estratigrafía de la sierra de Santa Victoria y adyacencias. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias* 41: 163-196, Córdoba.
- TURNER, J.C.M. 1964. Descripción geológica de la Hoja 7c. Nevado de Cachi (Provincia de Salta). Dirección Nacional de Geología y Minería, Boletín 99, 88 p., Buenos Aires.
- TYNDALE-BISCOE, C.H. Y RENFREE, M.B. 1987. *Reproductive Physiology of Marsupials*. Cambridge: Cambridge University Press. 476 pp.
- TYNDALE-BISCOE H. 2005. *Life of Marsupials*. CSIRO Publishing, 464 pp.
- UNGAR, P.S. 1996. Dental microwear of European Miocene catarrhines: evidence for diets and tooth use. *Journal of Human Evolution*, 31: 335-366.
- UNGAR, P.S. 2004. Dental topography and diets of *Australopithecus afarensis* and early *Homo*. *Journal of Human Evolution*, 46:605-22.
- UNGAR, P.S. 2005. Reproductive fitness and tooth wear: Milking as much as possible out of dental topographic analysis. *PNAS*, 102 (46): 16533-16534.
- UNGAR, P.S. Y KAY, R.F. 1995. The dietary adaptations of European Miocene catarrhines. *Proceedings of The National Academy of Sciences*, 92: 5479-5481.
- UNGAR, P.S. Y WILLIAMSON, M. 2000. Exploring the effects of tooth wear on functional morphology: a preliminary study using dental topography analysis. *Palaeontologia Electronica*, 3 (1): 1- 18.
- UREY, H.C 1947. The thermodynamic properties of isotopic substances. *Journal of The Chemical Society*. 562-581.
- VAN CAKENBERGHE, V.; HERREL, A. Y AGUIRRE, L.F. 2002. Evolutionary Relationships between Cranial Shape and Diet in Bats (Mammalia: Chiroptera). *Topics in Functional and Ecological Vertebrate Morphology*, 205-236.
- VAN VALEN, L. 1971. Adaptive zones and the orders of mammals. *Evolution* 25: 420-428.
- VAN VALEN, L. 1973. A new evolutionary law. *Evolutionary Theory* 1: 1-30.
- VAN VALKENBURGH, B. 1988. Diversity in past and present guilds of large predatory mammals. *Paleobiology*, 14(2):155-173.
- VAN VALKENBURGH, B. 1990. Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores. In: Damuth, J. & Macfadden, B.J. (Eds.), *Body Size in Mammalian Paleobiology. Estimation and Biological Implications*. Cambridge University Press, Cambridge, pp.181-206.
- VAN VALKENBURGH, B. 1991. Iterative evolution of hipercarnivory in canids (Mammalia, Carnivora): evolutionary interactions among sympatric predators. *Paleobiology*, 17(4):340-362.
- VINCENT, J.F.V. Y WEGST, U.G.K. 2004. Design and mechanical properties of insect cuticle. *Arthropod Structure and Development* 33: 187-199.
- VOSS, R.S. AND JANSÁ, S.A. 2003. Phylogenetic studies on didelphid marsupials II. Nonmolecular data and new IRBP sequences: separate and combined analyses of didelphine relationships with denser taxon sampling. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 276:1-82.
- VRBA, E. S. 1985. Environment and evolution: alternative causes of the temporal distribution of evolutionary events. *South African Journal of Science* 81:229-236.
- VUCETICH, M.G. 1991. Los roedores de Salla y Lacayani (Bolivia) y su correlacion con los de otras faunas de edad deseadense (Oligoceno). En: Suárez-SorucoR, ed. *Fósiles y Facies de Bolivia, Volume 1, Vertebrados*. Santa-Cruz, Bolivia: *Revista Técnica de YFPB*, 12: 625-629.
- VUCETICH, M.G., VIEYTES, E.C., PÉREZ, M.E. Y CARLINI, A.A. 2010. The rodents from La Cantera and the early evolution of caviomorphs in South America. En: R.H. Madden, A.A. Carlini, M.G. Vucetich y R.F. Kay (Eds), *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*, Cambridge University Press, Cambridge, p. 193-205.

- VULLO, R., GHEERBRANT, E., MUIZON, C. DE & NÉRAUDEAU, D. 2009. The oldest modern therian mammal from Europe and its bearing on stem marsupial paleobiogeography. *PNAS Early Edition*: 1-6. ([www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0902940106](http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0902940106)).
- WAINWRIGHT, P. C. 1994. Functional morphology as a tool in ecological research. . En: Wainwright PC y Reilly SM (Eds.). *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*. University of Chicago Press, Chicago. pp. 42-59.
- WAINWRIGHT, P. C. 2007. Functional versus morphological diversity in macroevolution. *Annual Review Ecology Evolution Systemtics*. 38:381–401
- WAINWRIGHT, P. C. Y BARTON, R.A. 1995. Predicting patterns of prey use from morphology of fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 44: 97-113.
- WAINWRIGHT, P. C., Y REILLY, S. M. 1994. Introduction. En: Wainwright PC y Reilly SM (Eds.). *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*. University of Chicago Press, Chicago. pp. 1-9.
- WALL, C.E. Y SMITH, K.K. 2001. Ingestion in mammals. En: Encyclopedia of life sciences. Macmillan Publishers Ltd, Nature Publishing Group.
- WALL, C.E., VINYARD, C.J., JHONSON, K.R., WILLIAMS, S.H. Y HYLANDER, W.L. 2006. Phase II jaw movements and masseter muscle activity during chewing in *Papio Anubis*. *American Journal of Physical Anthropology* 129, 215-224.
- WALKER, A.; HOECK, H.N. Y PEREZ, L. 1978. Microwear of mammalian teeth as indicator of diet. *Science*, 201 (4359): 908-910.
- WARNECKE, L.; WITHERS, P.C.; SCHLEUCHER, E. Y MALONEY, S.K. 2007. Body temperature variation of free-ranging and captive southern brown bandicoots *Isodon obesulus* (Marsupialia: Peramelidae). *Journal of Thermal Biology* 32:72–77.
- WERDELIN, L. 1987. Jaw geometry and molar morphology in marsupial carnivores: analysis of a constraint and its macroevolutionary consequences. *Paleobiology* 13: 342-350.
- WERDELIN, L. 1989. Constraint and adaptation in the bone-cracking canid *osteoborus* (Mammalia: Canidae). *Paleobiology*, 15(4): 387-401.
- WILF, P.; CUNEO, R.; JOHNSON, K.R.; HICKS, J.F.; WING, S.L.; OBRADOVICH, J.D. 2003. High Plant Diversity in Eocene South America: Evidence from Patagonia. *Science*, 300:122-125.
- WILF, P.; JOHNSON, K.R.; CUNEO, R.; SMITH, M.E.; SINGER, B.S.; Y GANDOLFO, M.A. 2005. Eocene Plant Diversity at Laguna del Hunco and Río Pichileufú, Patagonia, Argentina. *The American Naturalist* 165 (6): 10-44.
- WILF, P.; LITTLE, S.A.; IGLESIAS, A.; ZAMALOA, M.; GANDOLFO, M.A.; CÚNEO, N.R. Y JOHNSON, K.R. 2009. Papuacedrus (Cupressaceae) in Eocene Patagonia: a new fossil link to Australasian rainforests. *American Journal of Botany* 96(11): 2031–2047.
- WILSON ET AL. 2009. The Oligocene–Miocene Boundary – Antarctic Climate Response to Orbital Forcing En: F. Florindo y M. Sievert (Eds.), *Developments in Earth & Environmental Sciences*, Elsevier, 8: 369-400.
- WILLIAMS, S.H. Y KAY, R. 2001. A comparative test of adaptive explanations for hypsodonty in ungulates and rodents. *Journal of Mammalian Evolution* 8: 207–229.
- WILLIAMS, S.H., WRIGHT, B.W., DEN TRUONG, V., DAUBERT, C.R. Y VINYARD, C.J., 2005. Mechanical Properties of Foods Used in Experimental Studies of Primate Masticatory Function. *American Journal of Primatology*, 67, 329–346.
- WINOGRAD, M. 1995. Indicadores ambientales para Latinoamérica y el Caribe: Hacia la Sustentabilidad en el Uso de Tierras. IICA, San Jose, Costa Rica.
- WHITTAKER, R.H. 1975. Communities and ecosystems. MacMillan Publishing. Nueva York. 385 p.
- WOLFF, R.G. 1984. A new early Oligocene argyrolagid (Mammalia: Marsupialia) from Salla, Bolivia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 4: 104–113.
- WOOD, A. E. Y PATTERSON, B. 1959. The rodents of the Deseadan of Patagonia and the beginnings of South American rodent evolution. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 120 (3):281-482.
- WOODBURNE, M.O. 1987. *Cenozoic mammals of North America: Geochronology and Biostratigraphy*. University of California Press. Berkeley.
- WOODBURNE, M. O. Y ZINSMEISTER, W. J. 1982. Fossil land mammal from Antarctica. *Science*, 218:284-286.
- WOODBURNE, M.O. Y CASE, J.A. 1996. Dispersal, Vicariance, and the Late Cretaceous to Early Tertiary Land Mammal Biogeography from South America to Australia. *Journal of Mammalian Evolution* 3(2): 121-161.
- WOODGER, J. H. 1929. *Biological Principles: A Critical Study*. Kegan Paul, Trench, Trubner and Co., London.
- WROE, S.; EBACH, M.; AHYONG, S.; MUIZON, C. Y MUIRHEAD, J. 2000. Cladistic analysis of dasyuromorphian (Marsupialia) phylogeny using cranial and dental characters. *Journal of mammalogy*, 81 (4): 1008-1024.
- WROE, S.; MYERS, T.; SEEBACHER, F.; KEAR, B. GUILLESPIE, A.; CROWTHER, M. Y SALISBURY, S. 2003. An alternative method for predicting body mass: the case of the Pleistocene marsupial lion. *Paleobiology*, 29(3): 403–411.
- WROE, S.; ARGOT, C. Y DICKMAN, C. 2004. On the rarity of big fierce carnivores and primacy of isolation and area: tracking large mammalian carnivore diversity on two isolated continents. *Proceeding of The Royal Society of London ( B)* 271: 1203–1211.
- YRIGOYEN, M.R. 1999. Situación de la Argentina en el marco geológico de América del Sur. En: *Geología Argentina*, Anales 29 (2):35-39.
- YOMTOV, Y.; BENJAMINI, Y. Y KARK, S. 2002. Global warming, Bergmann's rule and body mass- are they related? The chukar partridge (*Alectoris chukar*) case. *J. Zool., Lond.* 257: 449-455.
- YOM-TOV, Y. Y GEFFEN, E. 2006. Geographic variation in body size: the effects of ambient temperature and precipitation. *Oecologia*, 148 (2): 256-288.
- ZACHOS, J., PAGANI M., SLOAN L., THOMAS E., AND BILLUPS K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292: 686-693.
- ZACHOS, J.C., DICKENS, G.R. Y ZEEBE, R.E. 2008. An Early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature* 451, 279–283.
- ZIMICZ, A. N. 2004. Paleoeología y extinción de los marsupiales con dentición plagiaulacoide de América del Sur: un estudio basado en los cambios en el tamaño corporal. Tesis de Licenciatura (inédita). Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco. Puerto Madryn. Argentina.
- ZIMICZ, A.N. 2011. Patrones de desgaste y oclusión en el sistema masticatorio de los extintos Argyrolagoidea (Marsupialia, Polydolopimorphia, Bonaparteriiformes). *Ameghiniana*, 48 (3): 605-620.
- ZINSMEISTER, W.J. 1979. Biogeographic significance of the late Mesozoic and early Tertiary molluscan faunas of Seymour Island (Antarctic Peninsula) to the final breakup of Gondwanaland. En: *Historical biogeography, plate tectonics, and the changing environment*. Gray, J. y Boucot, A. (eds.). Pp. 349-355. Oregon State University.

## **ANEXO**